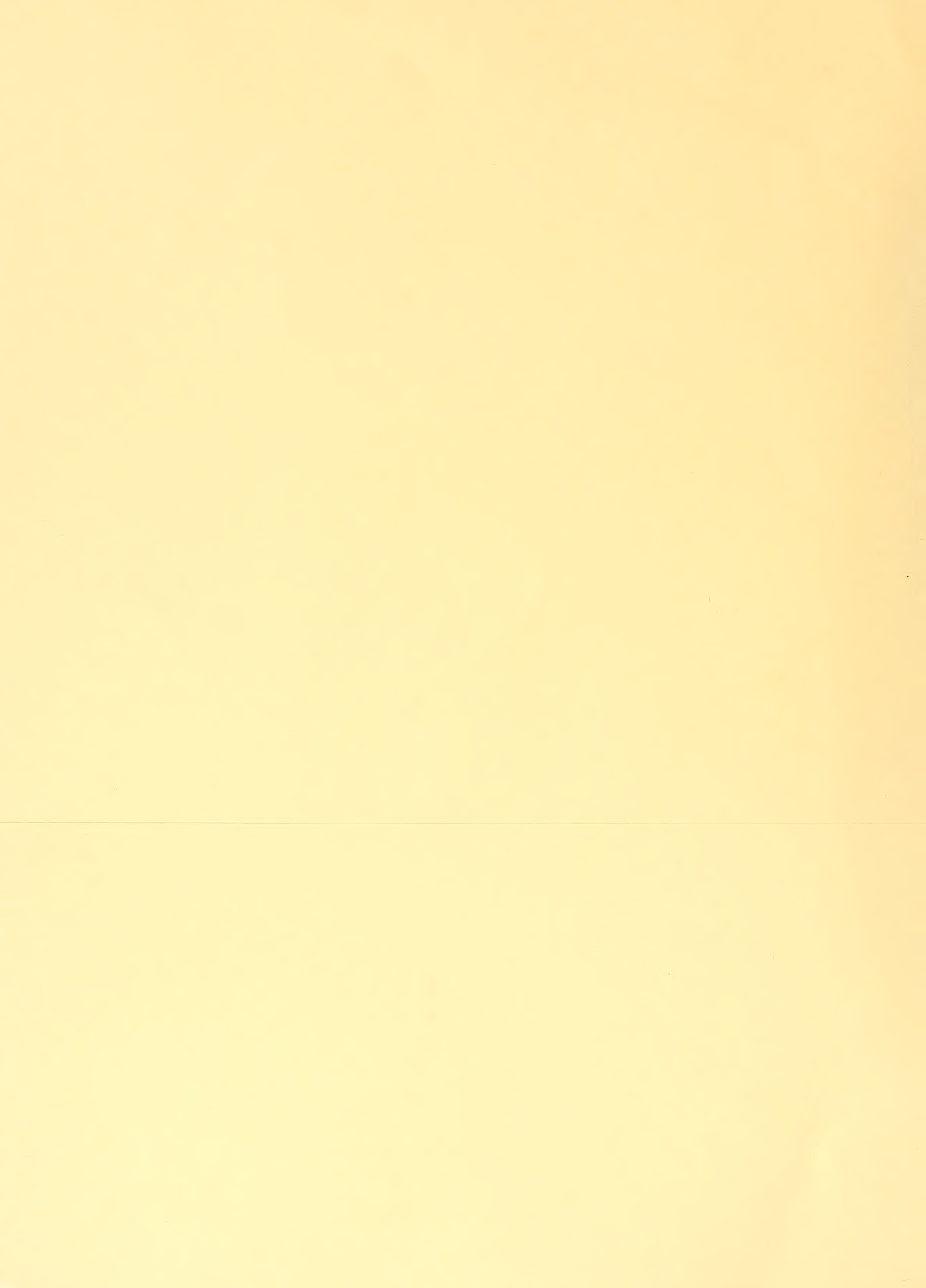




ÜBER SEHORGANE

VOM

TYPUS DER WIRBELTHIERAUGEN

AUF DEM

RÜCKEN VON SCHNECKEN

VON

DR. C. SEMPER
PROFESSOR DER ZOOLOGIE UND VERGLEICHENDEN ANATOMIE IN WÜRZBURG.

MIT FÜNF TAFELN COLORIRTER ABBILDUNGEN.

WIESBADEN.
C. W. KREIDEL'S VERLAG.
1877.

HERRN CHARLES DARWIN

IN AUFRICHTIGER VEREHRUNG

GEWIDMET

VOM VERFASSER.

Inhalt.



Einleitung.

Es besteht bekanntlich zwischen den Augen der Wirbelthiere und denen der Wirbellosen ein fundamentaler Gegensatz in der Schichtfolge der Retina; bei jenen bilden die Opticusfasern immer die innerste, bei diesen immer die äusserste Retinaschicht. DARWIN hat die grosse Bedeutung dieses Gegensatzes anerkannt, indem er in der 6. Auflage seines „Origin of Species" (englische Ausgabe 1875 p. 152) auf ihn hinwies.

Bei der anatomischen Durcharbeitung von 19 Arten von Onchidium, einer meist in tropischen Ländern lebenden Gattung schalenloser Pulmonaten, habe ich nun aber Augen aufgefunden, welche, obschon im Einzelnen wesentlich einfacher gebaut, doch fast alle Elemente des Wirbelthierauges in absolut mit diesem übereinstimmender Schichtfolge aufweisen. Auf die stark convexe Cornea folgt eine aus mehreren Schichten von Zellen bestehende Linse; diese wird an ihrem vordern Abschnitt durch einen Ciliarring festgehalten, sodass eine wahrscheinlich auch erweiterbare Pupille entsteht; die eng sich an die Linse anschliessende Retina weist hart an dieser die Faserschicht auf, darauf folgt die einfache Stäbchenzellenlage, die innen den Zellkern trägt und mit ihren äusseren Stäbchenenden an eine Pigmentumhüllung herantritt. Der Sehnerv durchbohrt die äusseren Lagen der Retina, um sich an der Linse becherförmig zur Faserschicht auszubreiten; in Folge davon entsteht ein echter blinder Fleck, wie bei den Wirbelthieren.

Dies allein schon würde, wie mir scheint, eine eingehende Untersuchung solcher Augen rechtfertigen. Sie gewinnen aber noch an Interesse durch die Art ihres Vorkommens. Sie stehen nämlich nicht auf den Tentakeln der Onchidiumarten, sondern auf ihrem Rücken, während die gleichfalls vorhandenen Tentakelaugen nach dem gewöhnlichen Typus des Molluskenauges gebaut sind. Es kommen also hier zweierlei Augentypen auf demselben Thiere nebeneinander vor. Die Rückenaugen stehen ferner durch ihre Nerven nicht mit dem Cerebralganglion in Verbindung, sondern mit dem Visceralganglion, während die Optici der Tentakelaugen sich an jenes ansetzen. Es zeigen weiter

diese Rückenaugen eine auffallende Variabilität der Zahl selbst innerhalb der Species; so schwankt bei O. verruculatum die Menge derselben bei den einzelnen Individuen zwischen 12 und 82. Und es stehen endlich verschiedene Entwicklungsstufen der Augen auf dem Rücken desselben erwachsenen Individuums nebeneinander.

Keine einzige Schneckengattung ist bekannt, welche solche Augen trüge. BERGH, der unstreitig beste Kenner der Nacktmollusken des Meeres, schreibt mir, es kämen bei diesen Mollusken keine solchen Augen vor;[1]) ich selbst, der ich meiner Jugendliebe zu den Landmollusken nie untreu geworden bin, habe bei diesen so wenig, wie bei Kiemenschnecken derlei Organe gefunden; die beiden Gattungen Fissurella und Haliotis, bei welchen ich aus andern Gründen noch am Ehesten glaubte Mantelaugen erwarten zu können, besitzen sie nicht, wenigstens nicht bei den mir momentan vorliegenden Arten. Es scheinen also diese Rückenaugen in der Gattung Onchidium selbst entstanden zu sein; dafür spricht ferner der Umstand, dass es auch gänzlich blinde Arten derselben Gattung giebt.

Diese Thatsachen mussten den Wunsch rege machen, auch die Entwicklungsweise der Augen zu untersuchen. An jungen Thieren oder Larven dies zu thun, war mir leider nicht möglich. Dagegen fand ich bald, dass auf demselben Thier verschieden grosse Augen nebeneinander vorkämen und dass dann immer die kleinsten auch am einfachsten gebaut seien. Parallel damit ging eine Entwicklungsreihe innerhalb der ausgewachsenen Augen selbst, indem manche von ihnen auf verschiedenen Entwicklungsstufen beharrt zu haben schienen. Durch Ausdehnung der Untersuchung auch auf die Entwicklung der die Augen tragenden Rückenpapillen selbst gelang es mir schliesslich, den allgemeinsten Entwicklungstypus der Augen mit einiger Wahrscheinlichkeit aufzufinden und zu constatiren, dass das hier innerhalb der Gattung jetzt in Bildung begriffene Sinnesorgan direct auf die einfachsten überhaupt und überall in den Papillen vorkommenden Bildungen zurückzuführen sei. Durch hypothetische Verknüpfung der Lebensverhältnisse dieser Schnecken mit der Entwicklungsreihe ihrer Rückenaugen ergab sich dann schliesslich auch die physiologische Möglichkeit ihrer Entstehung, Fixirung und weiteren Ausbildung.

---

1) Kürzlich sah BERGH hier in Würzburg meine Präparate; er meint nun, dass doch bei einigen Doriden Pigmentflecken auf dem Rücken vorkämen, welche mit der Lupe betrachtet so aussähen, wie die Rückenaugen der Onchiedien.

§. 1. **Anordnung, Grösse und Zahl der Rückenaugen von Onchidium.**

Die gewöhnlichen Tentakelaugen stehen, wie bei allen Stylommatophoren, auf der Spitze der ausstreckbaren Fühler.

Ausserdem besitzen zahlreiche Arten der Gattung noch andre Augen, deren Vorkommen und Structur eine unter den Cephalophoren, ich möchte sagen, unerhörte ist. Sie stehen auf dem Rücken des Mantels und sind hier in für die einzelnen Arten ziemlich characteristischer Weise angeordnet und meistens auf die mittleren Theile desselben beschränkt. Ihrer Structur nach lassen sie sich mit keinem der bisher bekannten Molluskenaugen vergleichen; sie zeigen vielmehr einen Bau, welcher allerdings in einfacherer Ausbildung doch deutlich den Typus des Wirbelthierauges erkennen lässt. Ihre Innervation endlich ist gleichfalls höchst eigenthümlich; die sie versorgenden Nerven sind die vom Visceralganglion entspringenden 3 (oder 4) Pallialnervenpaare.

Unter den 19 von mir genau untersuchten Arten der Gattung Onchidium sind nur 2 Species, welche keine Rückenaugen besitzen, alle übrigen haben solche. Jene beiden sind O. Steindachneri von den Galapagosinseln und O. reticulatum von Auckland (Neu-Seeland); sie gehören einer Gruppe an, welche sich durch einzelne Eigenthümlichkeiten von den übrigen Arten recht scharf unterscheidet, so namentlich durch eigenthümliche und verhältnissmässig riesige Mantelranddrüsen, die schon QUOY und GAIMARD bekannt waren. Es ist nicht unwahrscheinlich, dass auch das in Nord-America lebende O. boreale und das in Frankreich und England vorkommende O. celticum dieser Augen entbehren; wenigstens geben die ziemlich genauen Beschreibungen, die uns jetzt von beiden Arten vorliegen, keinen Anhalt zur Annahme, sie seien hier nur, wie bei den tropischen Formen, übersehen worden.

Die Stellung der Augen ist für die einzelnen Species recht characteristisch. Bei nur 3 Arten (O. coriaceum, luteum, glabrum) stehen sie isolirt von einander, je eines auf auf einem Tuberkel, welcher neben der Färbung durch den schwarzen Augenfleck auch noch durch seine Grösse von der Körnelung des Rückens scharf absticht (Taf. A Fig. 1, Fig. 8). Diese mit Einzelaugen versehenen Tuberkel sind im Leben contractil, aber nicht retractil; es treten daher auch bei diesen 3 Arten die Augen immer sehr deutlich hervor. Bei allen übrigen, also 14 Arten stehen sie in Haufen beisammen; entweder sind sie, wie bei O. ambiguum, auf der glatten Haut unregelmässig vertheilt (Taf. A Fig. 6, 7)

oder sie stehen, wenn die Haut tuberculös ist oder Pseudokiemen und hohe Papillen trägt, auf diesen letzteren und dann sind sie meistens gradezu retractil (Taf. A Fig. 2, 3, 4, 5 und 11). Schon STOLICZKA bemerkt, dass die Papillen, auf welchen die von ihm zuerst bei O. typhae bemerkten schwarzen Pünktchen — eben die Augen — stehen, ganz in die Haut zurückgezogen werden können. So bilden sich mitunter verhältnissmässig sehr tiefe Gruben (Taf. B Fig. 10) durch dieses Zurückziehen der Augentuberkel; an solchen Thieren kann man sich natürlich nur durch Horizontalschnitte über Zahl und Stellung derselben orientiren.

Die Art, wie die einzelnen Augen in den Augenhaufen miteinander angebracht sind, ist recht mannichfaltig. Bei den meisten Arten (tonganum, papuanum, tumidum etc.) stehen sie zu 3—4 auf einer Papille, bald auf der Mitte derselben, sodass sich dann die 3 oder 4 Augen im Centrum der Papille berühren (Taf. A Fig. 4 und 11), bald weiter auseinander und am Umkreis der Papillen.

In beiden Fällen aber stehen sie ausnahmslos schräg mit ihrer Sehachse, sodass sie sich nur mit der hinteren und inneren Fläche berühren, während ihre vorderen Corneawölbungen weit von einander abtreten. Es entsteht somit zwischen ihnen ein kegelförmiger Körper, welcher die Mitte der Papille einnimmt und mit seiner Spitze zwischen die Augenbecher hineintritt, während seine Basis die mittlere Oberfläche der Augenpapille selbst bildet. Im zurückgezogenen Zustande nun behalten die Augen ihre Stellung nach aussen bei und man sieht dann (Taf. B Fig. 10 und Taf. A Fig. 3) um die centrale Papillenfläche, welche meist als ziemlich regelmässiger Kreis erscheint, eine tiefe Furche, deren äussere Begränzung vielfach radiär eingeschnitten ist. Ein Durchschnitt durch eine solche 4 Augen tragende Papille giebt dann das Bild, wie ich es nach einem Präparat von O. cinereum (Taf. B Fig. 10) geliefert habe. Am Weitesten stehen die 3 resp. 4 Augen derselben Papille bei O. tonganum von einander entfernt, nämlich um ihren eigenen Durchmesser; sie scheinen hier auch nicht sonderlich tief zurückgezogen werden zu können.

Bei andern mit Papillen versehenen Arten wiederum (O. verruculatum, tonganum, Savignyi) stehen die Augen zwar auf ihnen, aber durchaus regellos (Taf. A Fig 5), und von dem centralen Kegel der Papille, welcher bei jenen so ungemein deutlich war, ist keine Spur zu sehen; auch können sie hier nicht so tief zurückgezogen werden. Ihre Sehachse ist hier denn auch anders gerichtet, sie steht bei allen auf einem Tuberkel vorkommenden Augen senkrecht auf die Oberfläche der Haut. Es können also diese Augen, grade so wie die Einzelaugen (von O. coriaceum etc.) nur dadurch schräg gerichtet werden, dass die Papillen, auf denen sie stehen, stark hervorgestreckt und wohl auch nach verschiedenen Richtungen hin gewendet werden können.

Die G r ö s s e der einzelnen gut ausgebildeten Augen schwankt innerhalb relativ weiter Grenzen. Die grössten von 0,28 mm. Durchmesser finde ich bei O. tumidum und coriaceum, die kleinsten von 0,125 mm. Durchmesser bei O. ambiguum. Auffallend ge-

nug schwankt aber auch bei demselben Individuum die Grösse derselben mitunter recht beträchtlich (Taf. A Fig. 5); bei einem grossen Exemplar von O. coriaceum hatten die kleinsten Augen einen fast 3 mal so kleinen Durchmesser, als die grössten.

Noch variabler ist die Zahl der Augen, nicht blos zwischen den einzelnen Arten, sondern auch zwischen den Individuen derselben Art. Die überhaupt grösste Menge besitzt, wie leicht erklärlich, das riesige Onchidium tonganum (Taf. A Fig. 2) nämlich 98 Einzelaugen in 36 Augenhaufen. Darauf folgen O. verruculatum mit im Maximum 83, coriaceum 80 und typhae gleichfalls circa 80 Augen. Man sieht, dass die Zahl der vorhandenen Augen nicht parallel geht mit ihrem Vorkommen als Einzelaugen oder in Haufen; coriaceum gehört zu jener Gruppe, hat aber nichts desto weniger ebensoviel Augen, wie typhae, obgleich hier auf jeder Papille 3 oder 4 Augen stehen. Die geringste Zahl von Augen etwa 3—5 in 1—2 Haufen kommt bei O. ambiguum vor.

Wichtiger als diese Variabilität innerhalb der Gattung ist die in der Art. Bei O. ambiguum, coriaceum und verruculatum sind die Differenzen am grössten, doch mag dies zum Theil wohl daran liegen, dass ich von den übrigen Arten meist nur wenige Exemplare (2—3) zur Verfügung hatte. Bei O. coriaceum, welches Einzelaugen hat, hatten die philippinischen Exemplare 19—53, die von Singapore dagegen 51—75, zwei von unbekanntem Fundort aus dem Wiener Museum (wahrscheinlich wohl von den Nicobaren) 30—80 und eines von Brisbane in Australien nur 39 Augen. Bei O. ambiguum hatten die von mir selbst auf den Palaos gesammelten Exemplare (Taf. A Fig. 7) nur 3—5 Augen in 1—2 Gruppen, die in Singapore gefangenen (Taf. A Fig. 6) dagegen 12—30 in 4—11 Haufen; ein im Wiener Museum befindliches Individuum von den Nicobaren hat 15 Augen in 5 Haufen. Bei O. verruculatum endlich schwankt die Zahl der Augen zwischen 11 und 83, die der Haufen zwischen 4 und 30. Wenn man nur die beiden ersten Arten in Betracht zieht, so fällt auf, dass die mehr westlich lebenden Exemplare eine viel grössere Augenzahl besitzen, als die weiter östlich vorkommenden. Bei O. verruculatum dagegen ist ein anderes Verhältniss bemerkenswerth. Bei dieser Art haben nämlich die jüngeren Thiere nicht blos im Verhältniss zu ihrer Grösse, sondern auch absolut die bedeutendere Augenzahl; bei ganz ausgewachsenen Thieren stieg das Maximum der Haufen auf 14, das der Augen auf 47; bei jungen, etwa doppelt so kleinen, fanden sich im Maximum 27 Augenhaufen und 83 Augen; unter den drei von mir untersuchten grössten Individuen endlich hatte das eine 12 Haufen mit 39 Augen, das zweite 9 mit 23 und eines sogar nur 4 Haufen mit 11 Augen. Ausserdem fanden sich bei den älteren Exemplaren fast nie mehr als 4 Augen beisammen in einem Haufen, während bei den jüngeren selbst bis zu 9 miteinander vereinigt waren (Taf. A Fig. 5). Es beweist dies wohl unwiderleglich, dass mit dem Alter dieser Thiere die Zahl der Augen abnimmt. Leider gelang es mir nicht, durch directe Beobachtung die Art ihres Verschwindens festzustellen.

---

§. 2. Der Bau der Rückenaugen.

Bau dieser Rückenaugen sowohl wie ihre Innervirung sind höchst auffallend. Durch ihre histologische Structur schliessen sie sich, als die ersten Augen bei den Wirbellosen, direct denen der Wirbelthiere an; und die sie innervirenden Nerven des Mantels entspringen nicht vom Kopf, sondern vom Eingeweideganglion. Es sind dies die 3 schon von CUVIER und nachher abermals von JHERING beschriebenen Nerven, die ich ihres Ursprungs vom Intestinalganglion wegen im Anschluss an die JHERING'sche Terminologie als Pallialnerven bezeichne.

Der Augenbulbus liegt immer dicht unter der Epidermis, tritt aber wenigstens bei den nicht retractilen Augen mit recht stark convexer Cornea über die Papillenfläche vor. Die Form des Augenbulbus ist ungemein mannichfaltig, bald fast kugelig (O. luteum Taf. C Fig. 8, 10; O. coriaceum Taf. D etc.) bald eiförmig (O. samarense Taf. B Fig. 8) oder selbst birnförmig (O. typhae Taf. B Fig. 5); bei O. glabrum (Taf. C Fig. 2) endlich ist der Querdurchmesser bedeutend grösser, als der durch die Sehachse gehende, das Auge ist hier also etwas plattgedrückt. Ausserdem kann seine Gestalt vollständig verändert werden durch die Contraction der Papille; bei den zurückgezogenen Augen ist die Cornea ausnahmslos flach oder nur sehr wenig vorgewölbt; bei O. samarense war ein halb hervorgestrecktes Auge eiförmig (Taf. B Fig. 8), ein andres (Taf. A Fig. 9) so stark zusammengedrückt — im Sinne seiner Sehachse —, dass sein Querdurchmesser mehr als doppelt so gross war, als die Längsaxe.

Bei allen ohne Ausnahme lassen sich folgende Theile unterscheiden (s. Taf. A Fig. 10): 1) vorn die immer zweischichtige Cornea; 2) an diese mit ihrer vorderen Fläche anstossend, die aus Zellen bestehende Linse; 3) eine von hinten her die Linse bis zum Pupillarrande becherförmig umfassende, meist deutlich zweischichtige Retina, deren innere, also der Hinterfläche der Linse anliegende Schicht, bei den am höchsten ausgebildeten Augen (O. verruculatum, samarense, tonganum etc.) durch die Ausbreitung der Opticusfasern gebildet wird; 4) eine Pigmentschicht, welche am Pupillenrande der Linse aufhört; 5) endlich der Opticus, welcher Pigmentschicht und Stäbchenzellenlage der Retina durchbohrt, sodass ausnahmslos ein blinder Fleck entsteht. Eine selbständige Umhüllungshaut (Sclera) fehlt fast immer; nur mitunter entsteht eine solche dadurch, dass Lacunen innerhalb der stark muskulösen Haut sich rings um den Augenbulbus stark erweitern. In den die Augen umgebenden Schichten der Haut verlaufen zahlreiche Muskelfasern, isolirt oder in Bündeln nach allen Richtungen hin; zugleich finden sich oft in nächster Nähe der Augen noch echte einzellige Drüsen und sehr verschieden grosse Zellenblasen, welche bald leer sind, bald eine eigenthümliche Concretion enthalten und zum Theil wohl auch Drüsen zu sein scheinen. Die optici der zu einer

Gruppe gehörigen Einzelaugen verbinden sich tiefer in der Haut zu einem einzigen Nerven.

Da die Mannichfaltigkeit in der feineren Structur der einzelnen Theile, namentlich der Retina und der Linse ziemlich gross ist, so wird es zweckmässig sein, die Augen in 2 Gruppen zu theilen, je nachdem nämlich die Stäbchenzellenlage in Form eines scharf ausgeprägten Cylinderzellenepithels (Taf. B Fig. 8) auftritt oder unregelmässig geschichtet erscheint (Taf. C Fig. 4, 10).

I. Die Augen mit epithelartiger Retina. Hierher gehören folgende Arten: O. verruculatum, graniferum, samarense, tonganum, tumidum, papuanum, palaense, trapezoideum, cinereum und wahrscheinlich auch Savignyi. Alle ohne Ausnahme besitzen gehäufte Augen; man wird sehen, dass die einfachen Augen meist ganz erheblich von dem hier zu schildernden Typus abweichen.

Die Cornea wird immer aus 2 Schichten gebildet, einer inneren bindegewebigen und einer äusseren der Epidermis zugehörigen Lage. Diese letztere besteht ausnahmslos aus einem einzelligen 0,005—0,010 mm. dicken Cylinderepithel, dessen einzelne Zellen nicht sehr verschieden gross sind bei den verschiedenen Arten; öfter dagegen sind die der Cornea zugehörigen Epidermiszellen kürzer, als auf den übrigen Papillen oder Hautstellen. Bei allen Arten erzeugt die Epidermis eine Cuticula, welche mitunter (O. verruculatum, tonganum etc.) recht dünn, öfter auch (O. cinereum etc.) ziemlich dick ist und nie auf dem Cornealtheil der Papillenfläche fehlt. Die Epidermis erzeugt an fast allen Stellen des Körpers verschiedenartige einzellige Drüsen; nur dort, wo sie der Cornealfläche eines Auges oder der Mittelfläche einer augenlosen Papille angehört, fehlen solche gänzlich. Dagegen treten grade hier bei den letzteren eigenthümliche Zellengruppen auf, die ich in einem späteren Abschnitte genauer zu schildern haben werde.

Die Bindegewebsschicht der Cornea (Taf. A Fig. 10; Taf. B Fig. 1, 2, 6 und 8) schwankt in ihrer Dicke bei den einzelnen Arten zwischen 0,0083 und 0,0042 mm.; sie ist gewöhnlich etwas weniger dick, als die zugehörige Epithellage. Ihrer Structur nach unterscheidet sie sich wesentlich von den bindegewebigen Theilen der den Augenbulbus unmittelbar umgebenden Hautschichten. In diesen finden sich — ganz abgesehen von den oft tief in sie eingesenkten einzelligen Drüsen — ausnahmlos dickere Muskelfasern und feinere Faserbündel oder isolirte Fasern, von denen nicht zu sagen ist, ob sie Bindgewebs- oder Muskelfasern sind, ferner körniges meist braunschwarzes, seltner gelbbraunes Pigment bald in netzartigen Zügen, bald in einzelnen Haufen; endlich finden sich häufig noch zellige Elemente sehr eigenthümlicher Art an diesen Stellen eingelagert. Alle diese Theile verschwinden in der Nähe des Pupillenrandes, zuerst die Zellen, dann die Muskelfasern und das Pigment; von den feinsten (vielleicht elastischen?) Fasern treten manche an dieser Stelle radiär auf die Cornea zu und scheinbar über in parallel der Corneafläche verlaufende Streifen (Taf. B Fig. 1, 2 und 6). Diese letzteren sind sehr fein und erinnern ungemein an die Schichtengrenzen in der Cornea der Wirbelthier-

augen, und da es mir nie gelang, an diesen Stellen echte Fasern zu entdecken, so möchte ich glauben, dass auch hier die parallele Streifung (Taf. B Fig. 6, 8 und 10) der Cornea nur als Ausdruck einer Schichtung derselben aufzufassen ist. Diese Annahme und der dadurch gegebene Vergleich mit der Wirbelthierhornhaut wird gestützt durch die allerdings nicht immer zu constatirende Thatsache, dass innerhalb der Spalten der Corneaschichten mitunter schmale, stark Carmin absorbirende Körperchen liegen, welche ihrem Aussehen und Anordnung nach sehr an die Bindegewebskörperchen der Wirbelthiercornea erinnern. An der Stelle, wo die glashelle Cornea in die pigmentirte und faserige eigentliche Cutis übergeht, also am Umkreis des Pupillenrandes (Taf. B Fig. 1, 6 sph) sieht man nicht selten an grössten Querschnitten links und rechts eine mehr oder minder unregelmässige Gruppe feiner Pünktchen, welche auf etwas schrägen Schnitten leicht als die Querschnitte von äusserst feinen Fasern nachzuweisen sind; es macht ferner den Eindruck, als ob dieselben im Allgemeinen ringförmig den Augenbulbus umspannten; doch konnte ich hierüber nicht zur Gewissheit gelangen. Man denkt natürlich dabei gleich an einen muskulösen Sphincter, welcher an dieser Stelle angebracht, wohl die Krümmung der Cornea und der vorderen Linsenfläche etwas zu verändern und die Pupillenöffnung zu verengern vermöchte, und also der Accommodation zu dienen hätte. Diese Vermuthung zur Gewissheit zu erheben, war mir bei dem sehr ungünstigen Material leider nicht möglich. Thatsache ist, dass die Pupillenöffnung bei gleich grossen Augen derselben Art oft sehr verschieden weit ist, sodass man annehmen darf, es sei den Schnecken wirklich gestattet, ihre Pupille zu erweitern und zu verengern.

Die Linse füllt die innere Augenhöhle, wie es scheint, immer vollständig aus. Es liegen mir zwar Präparate vor, in denen sie sich von der hinteren concaven Corneafläche ziemlich weit zurückgezogen hat, sodass dadurch anscheinend vom Pupillenrande an eine Augenkammer vor der Linse gebildet wird. Bei den meisten Arten aber gelang es mir leicht nachzuweisen, dass eine solche Höhlung nicht vorhanden sein kann; ich nehme daher auch an, dass die bei O. verruculatum u. a. entstandene vordere innere Höhlung des Augenbulbus nur ein Kunstproduct ist.

Die Linse besteht immer aus Zellen, welche von einer meist ziemlich deutlichen Kapselhaut umschlossen sind. Die Zahl der Linsenzellen variirt bei den hier besprochenen Arten zwischen 1 und 7. Eine einzige und dem entsprechend sehr grosse Linsenzelle haben folgende Arten: O. samarense, (Taf. B Fig. 8), cinereum, papuanum, trapezoideum, tumidum, graniferum und wahrscheinlich auch noch palaense. Fünf Linsenzellen finden sich bei O. tonganum (Taf. B Fig. 3). Bei dieser Art liegen die 5 Linsenzellen recht regelmässig so, dass eine derselben die vordere sehr stark convexe Linsenhälfte (Taf. B Fig. 3 l) bildet, während die hintere von 4 ziemlich gleich grossen Zellen gebildet wird (Taf. B Fig. 3 l'). Dem entsprechend ist die hintere Fläche der vorderen Linsenzelle nur schwach convex oder fast eben, die Vorderfläche der hinteren Linsenhälfte entsprechend concav. Bei O. verruculatum endlich besteht die Linse auch aus

einer vorderen grossen und mehreren kleinen hinteren Zellen; hier aber sind die letzteren sehr ungleich gross, sodass eine so regelmässige Anordnung derselben, wie solche bei O. tonganum vorhanden ist, nicht zu Stande kommen kann. Auch hier ist die aus 4—6 Zellen bestehende hintere Linsenhälfte ungefähr eben so gross, wie die vordere, die sie ein wenig mehr, als das bei O. tonganum der Fall ist, becherförmig umgreift (Taf. A Fig. 10 l').

Die Linse ist immer, wie schon erwähnt, von einer Kaspel umgeben, die sich vorn gewöhnlich hart an die Cornea anlegt (Taf. B Fig. 2 lk). Bei den Arten, deren Linse nur aus einer Zelle besteht, umschliesst sie diese natürlich von allen Seiten gleichmässig. Bei den beiden anderen Arten aber (O. tonganum und verruculatum) ist jede Linsenhälfte von einer besonderen Kapsel umschlossen; in der hinteren liegen also die Linsenzellen dicht an einander, ohne durch eine besondere Membran getrennt zu sein; dagegen sind sie von der einzigen Zelle der vorderen Linsenhälfte durch die Kapselhaut vollständig scharf geschieden. (Taf. B Fig. 6 lk; Fig. 4 lk). In allen Fällen ist die Membran nur eine verdickte Zellmembran (Cuticula) von ziemlich gleichmässiger Dünnheit; sie ist im Allgemeinen nur 0,0014 mm. dick. An der Stelle dagegen, wo sich der von der Retina gebildete Pupillenrand als Ciliarkörper an die Linsenkapsel ansetzt, ist diese wenigstens bei manchen Arten auffallend stark verdickt; bei O. verruculatum (Taf. B Fig. 6 c) hat dieser Ciliarring der Linsenkapsel wohl reichlich die doppelte Dicke. Hier gehört dieser verdickte Ciliarring ausschliesslich der Kapsel der vorderen Linsenhälfte an, während er bei O. tonganum (Taf. B Fig. 4 c) zum Theil auch noch auf die der hinteren Linsenhälfte übergreift.

In den möglichst getreu nach den Präparaten ausgeführten Zeichnungen erscheinen die Linsenzellen immer stark zerklüftet und auseinander gefallen, an manchen Stellen homogen, an anderen wieder körnig oder gestreift. Es versteht sich von selbst, dass diese Bilder nur dem durch die Einwirkung des Alcohol hervorgerufenen Gerinnungszustand entsprechen, und dass die Linse im natürlichen Zustande nichts von solchen Dingen zeigen würde. Auffallend ist indessen dabei doch, dass diese Gerinnung bei den verschiedenen Arten immer in nahezu gleicher Weise erfolgt; es scheidet sich, wie die Abbildungen (Taf. A Fig. 9; Taf. B Fig. 3, 5 und 10) lehren, die Linsensubstanz bei der Gerinnung in eine vordere gekörnte und oft stark zerrissene Masse, und in eine fast homogene, eigenthümlich durchscheinende Schicht, in welcher gewöhnlich (allerdings nicht immer) der Kern liegt (Taf. A Fig. 9; Taf. B Fig. 8). Auch in den Fällen, wo die Linse aus mehreren Zellen besteht, zeigte jede Zelle für sich die gleiche Sonderung in eine vordere mehr körnige und eine hintere mehr dichte Substanz.

Die Retina der Augen dieser Gruppe ist nach einem sehr gleichartigen Typus gebaut; sie weist ausnahmlos 3 Schichten auf, eine äussere Pigmentschicht, darauf eine Stäbchenzellenlage und dann die Retinafaserzone, welche durch die innere Ausbreitung des die beiden ersten Schichten durchsetzenden Sehnerven entsteht.

Die Pigmentschicht ist relativ ungemein verschieden dick, ihr absolutes Dickenmaass schwankt bei den einzelnen Arten zwischen 0,011—0,022 mm., wenn man die Maasse am hinteren Theil des Augenbulbus nimmt, wo die Stäbchenzellenlage am dicksten ist. Nach vorne zu, wo sie sich in Ringform an die Linsenkapsel ansetzt (Taf. A Fig. 10 c; Taf. B Fig. 6 c), schwillt sie nicht selten zu der doppelten Dicke an. Auch bei den verschiedenen Augen desselben Exemplars schwankt sie nicht unbeträchtlich. Zum Theil hängt dies sicher damit zusammen, dass sie äusserlich nie vollständig scharf abgegrenzt ist; denn eine vom umgebenden Hautbindegewebe gebildete Sclerotica fehlt hier vollständig und so kommt es, dass mehr oder minder zahlreiche Pigmenthäufchen des umgebenden Bindegewebes dicht an das Auge herantreten und hier allmälig in die Pigmentschicht desselben übergehen (Taf. A Fig. 10; Taf. B Fig. 3). Eine deutliche Zusammensetzung aus Zellen habe ich nicht beobachtet; hie und da ordnet sich das Pigment (Taf. B Fig. 9) in polygonalen Feldern an, aber von einer diese umgebenden Zellenmembran oder selbst von einer scharfen Grenze zwischen ihnen ist nichts zu entdecken. Ebenso vergeblich war mein Suchen nach Zellkernen. Das Pigment selbst ist ziemlich grobkörnig, immer dunkelbraunschwarz oder braun, und nach dem Ansehen durchaus nicht von dem oft in der Nähe des Augenbulbus vorhandenen Hautpigment zu unterscheiden.

Die Stäbchenzellenschicht (Taf. A Fig. 9, 10 st; Taf. B Fig. 3, 7, 8 st) tritt in dieser Gruppe immer in Form eines einfachen Cylinderzellenepithels auf, dessen einzelne Zellen meist sehr regelmässig angeordnet sind. Ihre Dicke übertrifft gewöhnlich die der Pigmentschicht recht erheblich, nur bei 2 Arten (samarense und tumidum) ist sie ihr mitunter gleich, bei einer andern Species (tonganum) sogar dünner. In dieser Beziehung finden sich indessen sehr bedeutende Schwankungen, selbst innerhalb derselben Art und bei demselben Individuum; einmal werden gegen den Ciliarring zu die Zellen immer kürzer, dann auch scheinen sie bei den einzelnen Augen, je nach dem Durchmesser des Augenbulbus, in Grösse zu schwanken. Die kürzesten Stäbchenzellen, gemessen an der dicksten Stelle dieser Retinaschicht, haben O. tumidum und tonganum, nämlich solche von 0,019 mm. Länge (Taf. B Fig. 3 st); die längsten von 0,027 mm. O. samarense (Taf. B Fig. 8 st). In Bezug auf die mittleren Maasse der Stäbchenzellen der verschiedenen Arten verweise ich auf die Abbildungen auf Taf. C Fig. 6 von O. cinereum, Taf. C Fig. 3 und 11 von O. tumidum und Taf. C Fig. 9 von O. tonganum.

Die Bezeichnung Stäbchenzellen bedarf einer Erklärung und Rechtfertigung. Es scheint nämlich, als ob hier diejenigen Theile der Retina, welche als den Stäbchen der Wirbelthiere analoge Gebilde aufzufassen sind, weniger scharf von den Zellen selbst zu trennen sind, als dies bei den Wirbelthieren und auch den gewöhnlichen Molluskenaugen möglich ist. Vielleicht auch mag dies nur an der Art der Behandlung liegen, welcher diese Augen bisher immer ausgesetzt waren; sämmtliche mir zur Untersuchung vorliegende Onchidien sind nämlich in der gewöhnlichen Weise in Alkohol aufbewahrt

worden, und es erscheint selbst auffallend, dass es an so schon seit 15—18 Jahren conservirten Thieren möglich war, überhaupt noch die jetzt zu besprechenden Theile der Stäbchenzellen aufzufinden. Schon an dicken Schnitten bemerkt man nemlich, dass immer das äussere Ende der Stäbchenzellen, welches an die Pigmentschicht herantritt, ein eigenthümlich hellgelbliches Ansehen hat, während der weiter nach innen zu meist in ganz gleicher Höhe von der Basis der Zelle liegende Kern leicht die rothe Färbung durch Carmin (Taf. A Fig. 9; Taf. B Fig. 8) annimmt. Auf ganz dünnen Schnitten, welche einzelne Zellen ihrer ganzen Länge nach getroffen haben, sieht man nun, dass diese gelbliche Aussenzone dadurch entsteht, dass in oder auf der eigentlichen kernhaltigen Zelle ein eigenthümlich homogener Körper liegt (Taf. B Fig. 7; Taf. C Fig. 3), welcher entschieden kein Kern ist. Da er nun genau dort liegt, wo sich auch die Stäbchen der Wirbelthierretina finden, so glaube ich ihn auch als Stäbchen bezeichnen zu dürfen. Dieser Stäbchenkörper ist sehr verschieden gross bei den einzelnen Arten; bei O. tonganum (Taf. C Fig. 9 stk) relativ am kleinsten, bei O. cinereum (Taf. C Fig. 6 stk) am grössten, am längsten bei O. tumidum (Taf. C Fig. 3); hier bei dieser letzteren Art liegt derselbe innerhalb einer weit abstehenden Membran — was natürlich nur durch Gerinnung hervorgerufen sein kann — und diese selbst ist deutlich von dem eigentlichen Zellkörper abgesetzt. Allerdings lässt sich an ihnen nichts von Plättchenstructur erkennen; auch ihre Form ist nie ganz scharf definirbar, obgleich ich sie in Wasser, Glycerin und in Balsam untersucht habe. Hierüber aber kann natürlich nur die Untersuchung von Augen lebender oder von in der richtigen Weise behandelten Thieren Aufschluss geben. Immerhin glaube ich diese Körper auch so schon als Stäbchen auffassen zu dürfen, und da sie wohl meist mit den Zellen innig verbunden sind und fast in der Membran derselben eingeschlossen zu sein scheinen, so habe ich mich für berechtigt gehalten, beide zusammen als Stäbchenzellen zu bezeichnen. Diese würden dann den Stäbchen und Aussenkörnern der Wirbelthierretina zusammengenommen gleichzustellen sein, welche ja auch in der That als zusammengehörig aufgefasst werden. Ein wesentlicher Unterschied zwischen beiden ist aber dennoch unverkennbar; hier bei den Rückenaugen der Onchidien erreichen die Stäbchenkörper nur selten die Länge der zugehörigen Zelle; nur bei O. cinereum und tumidum sind beide Theile fast gleich lang, meist aber ist die Zelle 3 oder selbst 4—5 mal so lang, wie das zugehörige Stäbchen. Umgekehrt sind bei den Wirbelthieren selbst die kürzesten Stäbchen immer viel länger als der zugehörige Zellkörper.

Die Faserschicht der Retina (Taf. A Fig. 9, 10 f; Taf. B Fig. 3, 8, 10 f) liegt ausnahmslos der hinteren Linsenkapsel eng an, sodass es oft unmöglich ist, diese letztere von den benachbarten Nervenfasern zu unterscheiden. Ueber die relative Dicke dieser Schicht bei den einzelnen Arten geben die Bilder Aufschluss. Gegen den Ciliarring zu wird sie allmälig dünner, um sich dann an diesem selbst oft wieder scheinbar zu verdicken (Taf. B Fig. 6 c); ihre dickste Stelle ist immer am Umkreis des blinden Flecks (Taf. A Fig. 10 b), der wie bei den Wirbelthieren dadurch entsteht, dass der Opticus die

vorher besprochenen Schichten durchbohren muss, um sich an der Linse, zwischen dieser und der Stäbchenzellenlage, zur Faserschicht auszubreiten. Mitunter scheinen innerhalb derselben kleine Zellen zu liegen, in den meisten Fällen aber fehlen solche vollständig und sie besteht dann ausschliesslich aus den becherförmig sich ausbreitenden Opticusfasern, die in den Augen dieser Gruppe nach allen Richtungen hin gleichmässig ausstrahlen. Ueber ihre Verbindung mit den zelligen Elementen habe ich nichts Sicheres ermitteln können; mitunter schien es mir, als ob sie sich mit etwas dreieckig anschwellendem Ende an die Stäbchenzellen ansetzten, deren innere der Faserschicht aufsitzende Fläche immer breit ist (Taf. C Fig. 3; Taf. B Fig. 7). Doch konnte ich hierüber keine Gewissheit erlangen.

Der schon mehrfach erwähnte Ciliarring entsteht nun dadurch, dass sich Pigmentschicht und Faserschicht der Retina an den verdickten Ring der Linsenkapsel ansetzen, während die Zellschicht zwischen beiden an dieser Stelle ausfällt (Taf. B Fig. 1, 4, 6 c). Dadurch entsteht also um die Linse herum ein diese umspannender Pigmentring, welcher nach den mir vorliegenden Augen zu urtheilen, wahrscheinlich ausgedehnt und zusammengezogen werden kann. Thatsache wenigstens ist, dass die so gebildete Pupille, durch welche hindurch man häufig den blinden Fleck als hellen kreisrunden oder ovalen Fleck sehen kann (Taf. A Fig. 5 und 11), bei den gleich grossen Augen eines und desselben Augenhaufens, z. B. von O. verruculatum (Taf. A Fig. 5) einen sehr verschieden grossen Durchmesser haben kann; bei dieser Art schwankt derselbe zwischen 0,08 und 0,05 mm. Ganz ähnliche Differenzen kommen auch bei andern Arten vor. Innerhalb derselben Grenzen schwanken auch die Pupillendurchmesser bei den einzelnen Species; die grösste Pupille von 0,08 mm. mittlerem Durchmesser hat O. samarense (Taf. B Fig. 8). Trotz aller Mühe gelang es mir indessen nicht, Muskelfasern im oder am Ciliarring aufzufinden, welche nach ihrer Anordnung als dilatatores pupillae fungiren dürften. Dafür bietet sich freilich eine andre Hypothese der Erklärung dar. Angenommen, der vorhin beschriebene verdickte Ring in der Linsenkapsel (Taf. B Fig. 1, 6 c), an welchen sich der Ciliarring ja ansetzt und welcher somit in seinem Durchmesser dem der Pupille gleichkommen muss, sei in sich fester als die übrige Kapselhaut und elastisch, so würde sein Ruhezustand dem grössten erreichbaren Durchmesser der Pupille entsprechen. Ein ebenda etwa vorhandener Ringmuskel würde an dieser Stelle die Linse zusammendrücken, die Pupille verengern können, während die Erweiterung der letzteren lediglich durch die antagonistisch wirkende Spannkraft des elastischen Linsenkapselringes bedingt würde. Nun habe ich aber angegeben, dass ich in der That bei O. verruculatum eine Gruppe von Fasern gefunden habe, welche ungefähr an der entsprechenden Stelle um den Augenbulbus herumzulaufen scheinen (Taf. B Fig. 1, 6 sph.); sodass jene Hypothese nicht so ganz in der Luft schwebt. Ich habe dieselbe indessen nur aufgestellt, um andere Zoologen, die vielleicht im Stande sein werden, sich in Besitz von lebendem Material zu setzen, auf diesen, wie mir scheint, nicht unwichtigen Punkt aufmerksam zu machen.

II. Die Augen mit unregelmässig geschichteter Retina. Unter den von mir untersuchten Arten gehören folgende 5 zu dieser Gruppe: O. coriaceum, luteum, glabrum, ambiguum und typhae. Davon gehören wiederum die 3 ersten Arten zu jener Unterabtheilung, deren Augen immer isolirt auf Papillen stehen, während bei ambiguum und typhae Augenhaufen auf derselben Papille vorkommen. Parallel damit gehen gewisse Unterschiede im Bau der Retina, die eine abermalige Trennung der beiden letzten Gruppen nothwendig machen.

a. Die isolirten Augen. Die Cornea besteht hier, wie bei den Augen mit epithelartiger Retina, immer[1]) aus den beiden Schichten der Epidermis und Cutis; über jener liegt immer eine in Dicke sehr wechselnde Cuticula. Die Cutislage der Cornea ist mehr oder minder deutlich geschichtet; bei O. glabrum (Taf. C Fig. 2) liegen zwischen ihren Schichten kleine längliche Körperchen, welche sich ziemlich leicht in Carmin färben und Bindegewebskörperchen sehr ähneln. Sie tritt, wie es scheint, weniger stark als bei den Augen der ersten Abtheilung nach vorn vor; bei O. glabrum (Taf. C Fig. 2) ist sie an den Spiritusexemplaren sogar ganz eben. Ihre innere Fläche, an welche die Linse herantritt, hat indessen auch dann immer eine ziemlich ausgesprochene Concavität.

Die Linse wird bei der einen Art O. glabrum aus höchstens 5 Zellen gebildet, von denen die vorderste in ihrem Verhältniss zum Augenbulbus ganz ungemein gross ist, ihr Durchmesser senkrecht auf die Augenaxe misst 0,19 mm., während der des Augenbulbus selbst nur 0,23 mm. beträgt. Hinten legen sich die übrigen 3 oder 4 kleinen Zellen in ganz unregelmässiger Weise an. Sie zeigt dieselbe Art der Gerinnung, wie ich sie oben bei den anderen Arten besprochen habe. Die Linse von O. luteum und coriaceum, sowie von dem oben erwähnten sehr kleinen Individuum, besteht aus mehreren Zellen und zwar aus einer sehr viel grösseren Zahl, als ich sie bei O. verruculatum und tonganum gefunden habe. In dem sehr kleinen Auge der unbestimmbaren philippinischen Species (Taf. D Fig. 6) findet sich vorn eine sehr grosse und vorn wie hinten stark convexe Linsenzelle, welche etwas vor ihrer Mitte durch den die Pupille bildenden Ciliarring stark eingeschnürt ist. An diese vordere legen sich dann von hinten her etwa 3 oder 4 ziemlich ungleich grosse Zellen, unter denen namentlich rechts eine sehr kleine liegt, welche kaum grösser ist, als die benachbarten Zellen der geschichteten Retina. Bei O. coriaceum beträgt die Zahl der Linsenzellen in den grössten Augen etwa 25—26 im Mittel; ich glaube mitunter selbst bis zu 29 oder 30 Kerne gezählt zu haben, doch ist es nicht unwahrscheinlich, dass mitunter einige Kerne doppelt gezählt wurden. Das

1) Das in Taf. D Fig. 6 abgebildete Auge macht vielleicht eine Ausnahme; hier stösst nämlich die vordere Linsenzelle direct an die Epidermis an, die Cutisschicht der Cornea fehlt also. Es ist indessen nicht unmöglich, dass es nur ein junges Exemplar von O. coriaceum war, dem ich dies Auge entnommen habe, es war etwa 6 mm. lang, stammte von den Philippinen und konnte seinem Ansehen nach sehr wohl ein solches sein. Leider opferte ich das einzige Exemplar zur Untersuchung der Augen, ohne dasselbe zu anatomiren, sodass ich unentschieden lassen muss, ob es nicht vielleicht doch ein geschlechtlich entwickeltes Thier war.

aber leidet keinen Zweifel, dass die Zahl derselben im Mittel sicher 25 oder 26 beträgt. Ihre Anordnung ist eine sehr eigenthümliche. Vorn unter der Cornea liegt wie immer nur eine einzige Zelle, welche vom Ciliarring dicht umfasst wird; sie ist wohl immer biconvex und von einer deutlichen Kapselhaut umhüllt (Taf. D Fig. 1). An ihre hintere und seitliche Fläche bis zum Ciliarring heran schliesst sich eine zweite Kapsel an, welche eine ziemlich bedeutende Zahl von Zellen sehr ungleicher Grösse umschliesst (Taf. D Fig. 1, 2 l'); in der Mitte scheint immer die grösste Zelle zu liegen, die übrigen lagern sich in einfacher Schicht um diese herum und greifen vorn (Taf. D Fig. 1 l') auch noch auf die vorderste Linsenzelle über. Alle diese Linsenzellen, über deren Gestalt die Abbildung besser als eine Beschreibung Aufschluss giebt, sind von einander durch keine secundäre Kapselhaut getrennt, ihre Oberflächen stossen ohne Weiteres an einander an; dagegen sind sie, wie schon erwähnt, durch eine gemeinsame Kapselhaut umschlossen (Taf. D Fig. 1). Diese zweite Abtheilung der Linse bildet nun einen concav-convexen Körper, dessen vordere concave Fläche sich dicht an die hintere convexe Fläche der vordersten Linsenzelle anlegt. Weiter nach hinten folgt eine dritte Linsenzellschicht, welche aber, wie es scheint, viel unregelmässiger gebaut ist, oder vielleicht selbst ganz fehlen kann. Bei den in Taf. D Fig. 1, 2 abgebildeten Durchschnitten war sie entschieden vorhanden; ob sie auch bei dem dritten abgebildeten Schnitt (Taf. D Fig. 4) vorkam, liess sich nicht mehr entscheiden, da die Linsenzellen zum Theil aus der Augenhöhle herausgefallen waren. Sie legt sich mit ihrer vorderen, gleichfalls concaven Fläche an die zweite Linsenschicht an und springt hinten mit ihren einzelnen Zellen mehrfach buckelförmig in die Retina vor. Ihre Zellen scheinen mitunter durch besondere Kapseln in 2, 3 oder selbst wohl 4 einzelne Gruppen abgetheilt zu sein; Genaueres lässt sich indessen hierüber nicht ermitteln. Bei O. luteum war der Erhaltungszustand der Linsenzellen kein besonders günstiger; es liess sich nur (Taf. C Fig. 8, 10) feststellen, dass hier die eine grosse vordere Linsenzelle mit zahlreichen kleineren, die sie von hinten her umfassen, in einer vorderen grossen Kapsel eingeschlossen ist und dass sich an diesen grössten Theil der Linse hinten noch mehrere kleinere in besondere Kapseln eingeschlossene Zellen anschliessen, welche ihrer Lage nach fast ebenso sehr zur Retina, wie zur Linse zu gehören scheinen. Durch ihre Grösse aber, wie durch die sie umhüllende Kapsel und den grossen ovalen Kern unterscheiden sie sich schon hinreichend von den eigentlichen Retinazellen — obgleich sie diese an manchen Stellen direct berühren (Taf. C Fig. 8, 10 l") —; dazu kommt auch noch, dass ihr Inhalt grade so wie derjenige der echten vorderen Linsenzellen geronnen ist und die Färbungsmittel in gleicher Weise annimmt.

Die Retina zeichnet sich vor Allem durch die Unregelmässigkeit in der Anordnung und Form ihrer Elemente aus. Die Pigmentschicht ist bei O. coriaceum und glabrum derjenigen der ersten Abtheilung gleich gebildet, ihre Innenfläche ziemlich gleichmässig, bei O. coriaceum aber schon etwas zwischen die einzelnen Stäbchenzellen ein-

dringend. Sehr abweichend verhalten sich in dieser Beziehung die Augen von O. luteum (Taf. C Fig. 8, 10). Hier greift die Pigmentschicht mit stark verästelten, hie und da netzförmig sich verbindenden Zügen tief zwischen die Retinazellen ein. Ein solches Bild entsteht mitunter auch bei den andern Augen, wenn man nämlich einen Tangentialschnitt vor sich hat; dass dies hier aber nicht die Ursache der unregelmässigen innern Contur der Pigmentschicht sein kann, beweist die durch die 2 Abbildungen belegte Thatsache, dass alle zu demselben Auge gehörigen und durch die Pupille und den Opticus, also grade durch die Sehachse desselben gegangenen Schnitte genau dasselbe Aussehen zeigten. Die Farbe des Pigmentes ist hier, wie bei allen Augen, braun oder braunschwarz bei durchfallendem wie auffallendem Licht; auch hier konnte ich keine Zellen oder Kerne in ihr wahrnehmen.

Die Stäbchenzellenlage ist bei den besprochenen Arten ganz ungeordnet, und ihre einzelnen Zellen sind unregelmässig polyedrisch. Bald finden sich in der Dicke 3 oder selbst wohl 4 Zellen, bald auch wieder nur 2 oder gar wie bei den Augen mit epithelartiger Retina nur eine Zelle. Bei O. luteum und coriaceum sind dieselben im Mittel 0,014 mm. gross, bei O. glabrum nur 0,009 mm. (Durchmesser). Nur da, wo sie bei O. coriaceum (Taf. D Fig. 3 st) mitunter eine einfache Zellenlage bilden, nehmen sie entschieden Cylinderzellenform an; dann auch allein sieht man, dass in jeder einzelnen Stäbchenzelle nach innen zu der Kern, nach aussen, also gegen das Pigment zu, ein ähnlicher gelber Körper (stk) liegt, wie er ausnahmlos an derselben Stelle bei den Augen mit epithelartiger Retina gefunden wird. Bei den andern beiden Arten habe ich dagegen nicht mit Sicherheit solche Stäbchen auffinden können. Zwar ist jede einzelne Zelle derselben theilweise oder ganz von einem ähnlichen Körper erfüllt, wie der ist, den ich in der typischen Lage bei coriaceum und den früher besprochenen Arten aufgefunden habe, und öfters sieht man den Kern daneben liegen; da aber wegen der polyedrischen Gestalt der Zellen gar nicht mit Sicherheit zu entscheiden ist, ob der Schnitt diese oder jene Zelle in ihrer senkrecht auf das Pigment gerichteten Längsaxe getroffen habe, so ist über die Anordnung derselben kein sicherer Aufschluss zu gewinnen. Vergleiche ich die aufeinanderfolgenden Schnitte desselben Auges, so sieht es freilich so aus, als ob diese gelben Stäbchenkörper nicht blos in den äusseren, sondern auch in den inneren Retinazellen vorkämen; und da diese letzteren wohl sicher nicht bis an die Pigmentschicht herantreten, so würden ihre Stäbchenkörper auch nicht mehr den eigentlichen Stäbchen zu vergleichen sein.

Auch die Faserschicht der Retina zeigt bedeutungsvolle Eigenthümlichkeiten. Sie entsteht natürlich wie bei den andern Arten dadurch, dass der Opticus sich vom blinden Fleck aus becherförmig ausbreitet und sich so zwischen Linse und Stäbchenzellen einschiebt. Da aber schon bei O. coriaceum, noch mehr aber bei O. luteum (Taf. C Fig. 8, 10) die hinteren Linsenzellen buckelförmig in die Retina hinein vorspringen, so kann natürlich die Faserlage keine so gleichmässige Dicke und Ausbreitung haben, wie bei den Arten

der ersten Abtheilung; ihre Fasern treten oft senkrecht auf die hinteren Linsenzellen zu und manchmal scheinbar zwischen diese und die mittleren (Taf. C Fig. 8 und 10). Ebensowenig scharf geschieden sind sie von den Stäbchenzellen; wo die inneren derselben kleine Lücken zwischen sich lassen, dringen sie in diese ein. Leider konnte ich auch hier so wenig, wie bei den andern Augen mit Sicherheit etwas über die Verbindung dieser Nerven mit den Stäbchenzellen ermitteln.

Ganz auffallend abweichend ist aber das Auge von O. glabrum gebildet (Taf. C Fig. 2); hier vermisse ich nämlich jede Spur einer zwischen Linse und Stäbchenzellen liegenden Faserschicht. Trotzdem durchbohrt der Sehnerv wie gewöhnlich die Pigmentschicht; gleich darauf verliert er sich vollständig zwischen den Zellen der Retina.

Der eine von O. coriaceum abgebildete Schnitt (Taf. D Fig. 4 opt) zeigt gleichfalls ein sehr merkwürdiges Verhalten. Ehe der opticus an den Augenbulbus herantritt, theilt er sich in 2 gleich dicke Aeste (opt und opt'), die miteinander durch das Loch in die Retina treten; aber der eine derselben biegt sich auf die eine Seite — im Bilde nach rechts — der andre nach der andern Seite (links hin) über. Es scheint also, als ob hier die beiden Augenhälften von 2 gesonderten Sehnerven versorgt werden; ein Verhalten, welches in etwas an die eigenthümliche Structur des Pectenauges erinnert. Damit will ich natürlich nicht gesagt haben, dass diese beiden Augen miteinander in einen bestimmten Zusammenhang gebracht werden müssten; ja ich kann nicht einmal behaupten, dass diese Eigenthümlichkeit normal sei, da ich die beschriebene Kreuzung nur an einem Auge beobachtet habe. Natürlich muss, um dieselbe deutlich zu erblicken, der Schnitt in einer ganz bestimmten Richtung geführt werden, dies aber hängt ganz vom Zufall ab; es kann daher die Thatsache, dass ich bei allen andern Augen derselben Species — ich habe deren mindestens 20 geschnitten — eine solche Kreuzung nicht bemerkt habe, freilich ebensowenig beweisen, dass sie in dem hier besprochen Auge eine Abnormität war.

Die Pupille endlich entsteht genau wie bei den andern Arten dadurch, dass die Pigmentschicht sich mit breitem Ringe an die Kapselhaut der vorderen Linsenzelle ansetzt; sie ist bei 2 Arten durchgehends sehr klein, sodass man sie kaum bemerkt, wenn man den Augenbulbus von oben her betrachtet; bei O. coriaceum hat sie einen Durchmesser von etwa 0,05 mm., bei O. luteum einen solchen von circa 0,06 mm. Bei O. glabrum dagegen ist die Pupille schon mit der Lupe deutlich zu erkennen, hier hat sie einen Durchmesser von 0,09 mm. Bei keinem der hier besprochenen Augen habe ich eine Spur von Sphincteren oder anderen Einrichtungen, durch welche vielleicht eine Erweiterung oder Verengerung der Pupille hätte bewirkt werden können, bemerkt. Doch scheint die starke Einschnürung der vorderen Linse durch den Ciliarring bei der kleinen unbestimmten Species (Taf. D Fig. 6), sowie die Form der Linsenhöhle in dem einen (Taf. D Fig. 4 abgebildeten) Durchschnitt von O. coriaceum darauf hinzudeuten, dass doch wohl Veränderungen im Durchmesser der Pupille eintreten dürften.

b) Die in Gruppen stehenden Augen. Hierher gehören nur die Augen zweier Species O. typhae und ambiguum. Bei dieser letzteren stehen sie in unregelmässigen Gruppen auf der glatten Rückenhaut, bei jener zu 3—4 auf hohen kegelförmigen Papillen.

Die Cornea zeigt keine abweichenden Verhältnisse; auch die Dicke ihrer beiden Schichten (Taf. B Fig. 5, 11; Taf. C Fig. 1, 4 und 7) stimmt mit denen der andern Augen; ihre vordere Fläche ist ziemlich stark convex.

Die Linse wird bei O. typhae meist von einer einzigen sehr grossen, mitunter aber auch von 3—4 sehr ungleichen Zellen gebildet (Taf. B Fig. 5, 11), welche wie immer bei der Gerinnung in 2 Schichten, eine vordere gekörnte und eine hintere gleichmässig durchscheinende zerfallen sind. Eine doppeltconturirte Linsenkapsel kommt hier nicht vor; doch scheint die Linse von einer feinen Hülle umgeben zu sein, wenigstens ist ihre hintere Fläche durch eine feine Linie völlig scharf gegen die Retina abgesetzt. Bei O. ambiguum besteht der Haupttheil der Linse aus 2 ein ziemlich regelmässiges Ovoid bildenden Zellen (Taf. C Fig. 5 l) die von einer deutlichen Kapselhaut umgeben sind; in dem abgebildeten Schnitt hatte sich die Linse stark contrahirt und dadurch weit von ihrer Kapsel zurückgezogen; denn es ist wohl anzunehmen, dass im Leben die Linse die ganze Augenhöhlung gerade so ausgefüllt haben wird, wie dies zweifellos bei den andern Arten der Fall ist. Ausserdem aber legt sich an diese eigentliche Linse eine andere Gruppe von Zellen in ganz unbestimmter Zahl und unregelmässiger Anordnung an. Bei dem Auge, von welchem ich in Taf. C Fig. 1, 4, 7 die drei mittleren Schnitte abgebildet habe, sind etwa 4 oder 5 kleinere Zellen, jede für sich von einer deutlichen Kapsel umgeben, an die hintere Fläche der vorderen Linsenkapsel herangedrückt; bei einem anderen dagegen sind (Taf. C Fig. 5 l'') zahlreiche Zellen, mindestens 11 oder 12, in einer gemeinsamen Kapsel eingeschlossen, welche letztere so liegt, dass sie die stark convexe Hinterfläche der eigentlichen Linse kappenförmig umfasst. Dies erinnert an die ähnliche Umfassung der vorderen Linsenhälfte durch die hinteren bei O. coriaceum u. a.; aber nie scheint hier die hintere Abtheilung so gross zu werden, dass sie die vordere oder eigentliche Linse bis zum Ciliarring hin umgreift.

Die Retina ist bei beiden Arten genau nach demselben Typus gebaut; sie zeigt nämlich factisch nur 2 Schichten — wie bei O. glabrum —: eine äussere Pigmentschicht und eine innere Zellenlage. Jene ist nach innen zu nicht scharf begränzt, vielmehr tritt sie mehr oder minder weit mit schwachästigen Ausläufern zwischen die Zellen dieser ein; bei O. typhae legt sie sich um den eintretenden Sehnerven herum und dringt mit diesem, ihn scheidenförmig umgebend (Taf. B Fig. 5, 11 opt), bis fast in die Mitte der Zellenschicht vor. Die Zellenschicht selbst ist ganz ausserordentlich abweichend von denjenigen der anderen Augen; sie ist ungemein dick und geschichtet, besteht aus ganz unregelmässigen polyedrischen Zellen und lässt mit Sicherheit nichts von Stäbchenkörpern in den einzelnen Zellen erkennen. An den dicksten Stellen derselben liegen bei O. typhae

bis zu 7 oder 8 Zellen übereinander (Taf. B Fig. 5, 11); die äussersten an die Pigmentschicht anstossenden sind die grössten, bis zu 0,014 mm. im Durchmesser, nach innen zu werden sie allmählig kleiner und zugleich platt, so dass die der Linsenzelle zunächststehenden sich an diese mit ihren hinteren Flächen anlegen. Die inneren Zellen nehmen Färbungsmittel besser an, als die äusseren, doch geht immer die dunklere Carminfärbung ganz allmählig in die hellere der äusseren Schichten über. Bei O. ambiguum (Taf. C Fig. 1, 4, 7) liegen an der dicksten Stelle — in der Richtung der Augenaxe — gleichfalls bis zu 7 oder 8 Zellen über einander, die grössten sind 0,02 mm. im Durchmesser, alle unregelmässig polyedrisch und sehr ungleich gross, aber es sind die innersten der Linse anliegenden Zellen im Mittel ebenso gross, wie die äusseren. Anfänglich glaubte ich die Schichtung dieser Retina nur als scheinbar ansehen zu dürfen, entstanden dadurch, dass ich anfänglich nur Tangentialschnitte bekommen hätte. Die sorgfältige Herstellung dünner Schnittreihen — von $^1/_{40}$—$^1/_{60}$ mm. Dicke — zeigte indessen, dass diese Annahme falsch war. Zum Beweis, dass in der That die Schichtung normal ist, genügen denke ich die 2 zusammengehörigen Schnitte von O. typhae (Taf. B Fig. 5, 11) und die 3 von O. ambiguum (Taf. C Fig. 1, 4, 7) welche ebenfalls einem einzigen Auge entstammen.

Eine eigentliche Retinafaserschicht fehlt hier, wie bereits bemerkt, vollständig. Der Opticus durchbohrt aber trotzdem, wie bei allen Rückenaugen, die Pigmentschicht vollständig, um sich dann inmitten der Zellenschicht zu verlieren. Bei O. ambiguum (Taf. C Fig. 4) konnte ich denselben als hellen Strang bis etwa zur 2. oder 3. Zelle verfolgen. Sehr eigenthümlich verhält er sich bei O. typhae; beim Austritt aus der Pigmentschicht, welche ihn bis fast zur Mitte der Retina begleitet, theilt er sich in 2 Aeste, von denen der eine — rechts in der Zeichnung Taf. B Fig. 5 — sehr bald verschwindet, während der andere linke Ast sehr weit in die Zellen hinein zu verfolgen ist (Taf. B Fig. 11). Leider war es hier so wenig, wie bei den anderen Onchidiumarten möglich, eine Verbindung zwischen diesen Opticusfasern und den Zellen der Retina aufzufinden.

---

§. 3. Bemerkungen zur Entwickelungsgeschichte der Rückenaugen.

Es liegt auf der Hand, dass eine Untersuchung der embryonalen Entstehung der ersten überhaupt auftretenden Rückenaugen nicht möglich ist, wenn man nur halb oder ganz erwachsene Thiere zur Verfügung hat.

Die grossen Unterschiede in Zahl und Grösse der Augen bei demselben Individuum, die ich oben nachgewiesen habe, machen es indessen wahrscheinlich, dass auch noch auf dem Rücken von erwachsenen Thieren eine Neubildung von Augen erfolgt; und es ist anzunehmen, dass diese ebenso vor sich gehen wird, wie die der zuerst im Embryo auftretenden. Hiervon ausgehend habe ich vor Allem die kleinsten Augen namentlich derjenigen Arten untersucht, welche isolirte Augen auf den Spitzen ihrer Rückenpapillen

tragen (coriaceum, luteum und glabrum) und zugleich auch die Structur jener Papillen, welchen gut ausgebildete Augen offenbar fehlten, weil keine Spur von Pigment in ihnen zu entdecken war. Diese Untersuchung hat nun in der That eine Reihe von Thatsachen ergeben, welche sich, wie ich glaube, in ungezwungener Weise zur Feststellung des Entwickelungstypus benutzen lassen; doch will ich gern zugeben, dass der zweckentsprechendere Weg gewesen wäre, die embryonale Entstehung der Rückenaugen direct zu studiren. Leider ist das nur Denen ermöglicht, welche im Stande sein werden, im rothen oder indischen Meer die Eierablage und die Larven oder Embryonen der Onchidien aufzufinden, was ich selbst während fast 8jähriger Reisen in den östlichen Tropen freilich vergeblich versucht habe.

Schon bei den grösseren Augen von O. coriaceum bemerkt man auffallende Verschiedenheiten in der Zahl der die Linse zusammensetzenden Zellen. Bei den grössten, deren Durchmesser etwa 0,24 mm. beträgt, finden sich mindestens 26—27, vielleicht selbst bis zu 30 Linsenzellen und dann hat die Linse selbst einen Durchmesser von etwa 0,17 mm. Bei Augen von 0,14—0,16 mm. Durchmesser mit einer 0,10 mm. im Durchmesser grossen Linse finden sich zwischen 6—10 Linsenzellen. Bei einem solchen von 0,13 Bulbusdurchmesser endlich findet sich gar keine Linse (Taf. E Fig. 10); dort wo sie liegen sollte, eine einzige grössere unregelmässige Zelle von 0,025 mittlerem Durchmesser, in welcher der Inhalt bereits genau so aussieht, wie in den wirklichen Linsenzellen. Der von der Pigmentschicht umschlossene innere Raum ist vollständig ausgefüllt von ziemlich gleich grossen Zellen von 0,015 mittlerem Durchmesser, welche denen der ausgebildeten Retinazellen ungemein ähnlich sehen. Bei Augen endlich von nur 0,06 mm. Durchmesser, welche schon den Nerv deutlich erkennen liessen und eine Pupille und Pigmentschicht besassen, war der innere Raum derselben vollständig erfüllt von nahezu gleich grossen und ganz gleich aussehenden Zellen.

Ganz ähnliche Verhältnisse finde ich auch bei anderen Arten. Bei O. luteum hat das ganz ausgebildete Auge einen Durchmesser von 0,2 mm. bei 0,12 mm. Linsendurchmesser; ein solches von etwa 0,1 mm. Gesammtdurchmesser hat eine relativ viel kleinere Linse, die nur aus einer geringeren Zahl von Zellen zusammengesetzt ist; bei noch kleineren Augen, die leider immer — ich weiss nicht wodurch — an der Cornea etwas verletzt waren, fehlte, wie bei O. coriaceum, die Linse vollständig, und der Augenbulbus war gänzlich von gleichartig aussehenden Zellen erfüllt. Ganz vortreffliche Schnitte (Taf. E Fig. 1, 2, 12) erhielt ich von einem 0,078 mm. im Durchmesser haltenden Auge von O. glabrum; der Nerv ist hier schon vorhanden (Taf. E Fig. 1) und seine Durchtrittsstelle deutlich; die Pupille hat einen halb so kleinen Durchmesser, wie bei dem erwachsenen Auge (vergl. Taf. C Fig. 8), und ist überhaupt noch nicht scharf umgränzt; das Innere des Bulbus ist von grossen polyedrischen Zellen erfüllt, unter denen sich keine durch bedeutendere Grösse oder anders gefärbten Inhalt auszeichnet. Auch bei den Augen, welche gehäuft stehen, habe ich einzelne Schnitte erhalten, welche andeuten, dass auch

hier die allerkleinsten Augen in ihrem Innern keine Linse haben, auch noch keine Retinafaserschicht, sondern nur ganz gleich grosse Zellen. Da es indessen bei diesen letzteren ganz und gar vom Zufall abhing, ob ich kleine Augen erhielt oder nicht, so beschränkte ich mich bei der genaueren Untersuchung auf die isolirt stehenden.

In Bezug auf die Deutung dieser Bilder scheinen mir nur 4 Auffassungen möglich zu sein; es könnten diese kleinen Augen entweder degenerirende oder pathologisch veränderte, dann drittens auf früherem Zustand in der Entwickelung zurückgebliebene oder endlich noch in der Entwickelung begriffene sein. Degenerirende Augen können es wohl sicher nicht sein; denn man darf doch wohl annehmen, dass eine Degeneration vollständig ausgebildeter, also sehr viel grösserer Augen nicht durch eine Metamorphose der Elemente und gleichzeitige Verkleinerung des ganzen Auges, Ausfall der Linse und und allmähligen Schwund des Opticus erfolgt, ohne dass dieser letztere seinen Zusammenhang mit dem Bulbus aufgäbe. Auch machen die Elemente der kleinen Augen durchaus nicht den Eindruck, als seien sie im Verfall begriffen; und ebensowenig ist wohl bei dem Nachweis, dass die ganz kleinen Augen noch gar keine Linsenzellen, die mittelgrossen aber solche haben, und zwar zuerst in geringerer Zahl und Grösse, bis sie bei den grössten Augen ihr Maximum erreichen, daran zu denken, dass eine solche doch offenbar gut zusammenpassende Entwickelungsreihe durch pathologische Bildungen hervorgebracht sein könnte. Man würde sicherlich allerlei Umformungen des Augenbulbus und seiner Elemente dabei auftreten sehen; abnorme Augen würden auch wohl schwerlich ihren Opticus intact behalten. Es bleiben also nur noch 2 Möglichkeiten: entweder sind es nicht weiter entwickelungsfähige, auf einem früheren Standpunkt stehen gebliebene, oder es waren zur weiteren normalen Ausbildung befähigte Augen. Beides ist möglich. Die oben hervorgehobene Thatsache, dass bei O. verruculatum die Zahl der Augen bei den alten Exemplaren geringer ist, als bei den jungen, beweist, dass eine Resorption eines grossen Theiles dieser Sinnesorgane stattfinden muss; auch habe ich eine Anzahl Präparate von sehr grossen Augen dieser Art, bei welchen sowohl die Stäbchenzellen, wie die Linsenelemente in einer eigenthümlichen Degeneration begriffen sind; ich habe diese Verhältnisse nicht genauer verfolgt, da es zu sehr vom Zufall abhing, solche aus Altersschwäche zu Grunde gehenden Augen zu erhalten, und ich ausserdem nicht bestimmen kann, wieviel Einfluss dabei auch dem Spiritus zuzuschreiben wäre. Genug, es müssen während des Lebens des Thieres die alten Augen successive zu Grunde gehen. Umwandlungen der stärksten Art finden also bei diesen Thieren statt, ohne dass diese selbst dadurch sonderlich gestört zu werden scheinen. Warum sollten nun nicht einmal auch Augen sich dabei neubilden können? Ich wenigstens sehe es für ebenso wahrscheinlich und möglich an, dass die hier besprochenen kleinen Augen sich hätten weiter entwickeln können, als dass es nur zurückgebliebene Organe seien. Für die Frage indessen, welches der Typus ihres Entwickelungsganges denn ist, scheint es mir gleichgültig zu sein, ob man das Eine oder das Andere für wahrscheinlicher ansieht; in beiden Fällen repräsentiren

die kleinen Augen mit ihren abweichenden Structurverhältnissen bestimmte Phasen eines normalen Entwickelungsganges. Dieser aber wäre folgender: eine aus ganz gleichartigen Zellen bestehende, von einer Pigmentschicht umgebene und mit einem Sehnerven in Verbindung stehende Zellenkugel scheidet sich bei der allmähligen Ausbildung und Wachsthum des ganzen Bulbus in vordere Linsenzellen, hintere Stäbchenzellen und in mehr oder minder scharfer Lage zwischen beiden liegende Retinafaserschicht.

Wenn wir hiernach die verschiedenen Rückenaugen in Bezug auf ihren histologischen Bau miteinander vergleichen, so zeigt sich, dass manche derselben offenbar frühere Entwickelungsstadien repräsentiren. Dahin gehören z. B. die Augen von O. typhae, ambiguum und glabrum, bei welchen der Opticus sich innerhalb der geschichteten Retina verliert, ohne in eine scharf von den Stäbchenzellen geschiedene Faserlage überzugehen. Weiter ausgebildet erscheint in dieser Beziehung schon das Auge von O. coriaceum, bei welchem eine deutlich erkennbare Faserschicht zwischen Linse und Stäbchenzellenschicht zu sehen ist; aber sie ist doch noch nicht ganz scharf und regelmässig ausgebildet, denn einzelne Zellgruppen, die ihrem Aussehen nach entschieden zur Linse gehören, springen in jene hinein vor und scheinen selbst an manchen Stellen dicht an die Stäbchenzellen heranzutreten (Taf. D Fig. 2, 4); dies ist bei O. luteum (Taf. C Fig. 8, 10) ganz entschieden der Fall. Die Retinazellenlage selbst ist bei beiden auch schon dünner geworden, aber ihre Elemente sind noch unregelmässig geschichtet. Bei den Augen der ersten Gruppe endlich tritt eine ganz gleichmässige Faserschicht zwischen Linse und Stäbchenzellenschicht, diese ist epithelartig und besteht aus meist sehr regelmässig angeordneten langen Cylinderzellen, deren äussere Hälfte immer zu Stäbchenkörpern umgewandelt ist, während in der inneren die Kerne eine ganz regelmässige Zone bilden (vergl. Taf. A Fig. 9, 10; Taf. B Fig. 8, 3 etc.). Es lässt sich also durch die Structur der Augen selbst eine Reihe herstellen, welche einigermaassen dem wahrscheinlichen Entwickelungsgange der höchstentwickelten Augen parallel ginge; es folgten hiernach in folgender Weise die Arten aufeinander: O. typhae, ambiguum, glabrum, luteum, coriaceum und dann die sämmtlichen Arten der ersten Abtheilung. Einigermaassen damit übereinstimmend ist auch die Entwickelungsweise der Linse innerhalb dieser Reihe. Wenn wir nämlich annehmen, dass diejenige Eigenthümlichkeit der Linse, welche bei den in Bezug auf die Retina am höchsten stehenden Augen auch den höchsten Entwickelungsgrad repräsentirt, so müssen wir annehmen, dass die Einzelligkeit derselben bei den niedriger stehenden Augenformen auch nicht ausschliesslich vorkommen könne. Damit stimmen die Thatsachen so ziemlich überein. Unter den zahlreichen Arten mit epithelförmiger Stäbchenzellenschicht sind nur 2, bei denen die Linse aus 5—7 Zellen besteht; in der zweiten Gruppe mit unregelmässig geschichteter Retina giebt es nur eine einzige Art O. typhae mit einer Linsenzelle, eine zweite hat etwa 5 oder 6 Linsenzellen, und 3 Arten haben sogar Linsen, die aus 25—30 Zellen zusammengesetzt sind.

Aber diese Augenreihe geht in keiner Weise parallel mit der systematischen. So gehört z. B. gerade O. typhae, die zuerst beschriebene Art der Gattung, in allen Einzelheiten ihres inneren Baues sowohl, wie auch schon dem äusseren Habitus nach zu jener Gruppe, in welcher O. tonganum, verruculatum, tumidum stehen, also gerade diejenigen Arten, welche in Bezug auf ihre Augen als die höchstentwickelten anzusehen wären, während typhae an dem untersten Ende der Augenreihe steht. Auf diese Incongruenz werde ich später zurückkommen.

Mit der Zurückführung dieser Augen auf einen Augenbulbus, in dessen Innerem ein gleichartiger Zellenhaufen liegt, der sich erst später in die einzelnen Schichten allmählig zerlegt, wirft sich die weiter zurückgreifende Frage auf, woher denn nun dieser Zellenhaufen selbst stamme. Ich habe versucht, auch diese auf demselben Wege, den ich zur Erklärung der ausgebildeten Augen eingeschlagen habe, zu beantworten; doch muss ich gleich von vornherein bemerken, dass ich hier noch weniger zu einem Abschluss gekommen bin. Dennoch stehe ich nicht an, eine Hypothese hier aufzustellen, weil sie mir die einzige zu sein scheint, welche sich mit den jetzt noch zu beschreibenden Thatsachen verträgt; es ist diese: aus einer Wucherung der Epidermiszellen in das Innere der Papille hinein geht wahrscheinlich jener zum Auge sich umformende Zellenbulbus hervor.

Nach dem, was wir über die Entwicklungsweise der Augen der Thiere bis jetzt wissen, leidet es keinen Zweifel, dass dieselben direct oder indirect aus dem Ectoderm stammen. Bei vielen Wirbellosen bilden sich Retina und Linse zugleich aus Einsenkungen derselben (Mollusken, Cephalopoden etc.), bei Wirbelthieren nur die Linse allein, während die Retina aus der primitiven Augenblase hervorgeht. Es liegen also wohl nur zwei Möglichkeiten überhaupt vor; es könnten einmal die Rückenaugen in toto, d. h. Retina und Linse aus einer Einsenkung der Epidermis (Ectoderm) entstehen — wie bei vielen Wirbellosen —, oder sie könnten durch eine vom Opticus aus beginnende Bildung einer gleich anfänglich im Innern der Papille liegenden primitiven Augenblase erzeugt werden. Die dritte Möglichkeit, dass wie bei den Wirbelthieren die Linse aus der Epidermis, die Retina aber aus einer primitiven Augenblase hervorginge, ist nach den oben mitgetheilten Beobachtungen über die Structur der kleinsten mit einem Nerv in Verbindung stehenden Augen von vornherein auszuschliessen.

Auch die andere Möglichkeit, dass der Augenbulbus durch eine etwa am Papillennerven beginnende Wucherung und so entstandene primitive Augenblase gebildet würde, muss als gänzlich der Begründung durch Thatsachen ermangelnd zurückgewiesen werden. Erstlich scheinen die Optici gar nicht vorher, sondern gleichzeitig mit den Augen gebildet zu werden; die Sehnerven der kleinsten unzweifelhaften Augen sind sehr dünn; in den augenlosen Papillen fehlen sie fast durchgehends und nur in einzelnen Fällen habe ich Spuren solcher im Centrum der Papille senkrecht nach oben tretenden Nerven bemerkt. Dann aber war ebenso wenig, wie in den anderen Papillen eine Spur einer

primitiven Augenblase aufzufinden. Da nun die ersten, durch die Pigmentschicht als solche characterisirten Augen ohne gesonderte Linse und Retina schon eine ziemlich bedeutende Grösse besassen, so wäre es doch gewiss ein Leichtes gewesen, die im Innern vorhandenen Anlagen derselben aufzufinden, wenn sie überhaupt vorkämen. Von einer echten primitiven Augenblase, auch in ihrer Form derjenigen der Wirbelthiere vergleichbar, könnte natürlich unter keinen Umständen die Rede sein; wenn es aber gelungen wäre, einen Zellhaufen an der Spitze eines innern Papillennerven nachzuweisen, der sich in jenes Auge umbildete, so würde man ihn mit Fug und Recht morphologisch der Augenblase der Wirbelthiere vergleichen können. Von einem solchen Zellhaufen ist aber, wie gesagt, keine Spur zu entdecken.

Aber wohl finden sich Zellgruppen an der Spitze der verschieden grossen Papillen, welche sich in ungezwungener Weise benutzen lassen zur Beantwortung der Frage nach dem ersten Ursprung der Augen im Sinne der oben aufgestellten Hypothese.

Die Epidermis aller Onchidien wird von einem ungeschichteten Cylinderepithel gebildet, auf welchem eine je nach den Arten verschieden dicke Cuticula liegt (Taf. E Fig. 5—8, 10 etc.). Auf der Spitze der Papillen sind die Zellen unerheblich kleiner, als an den Seiten oder zwischen ihnen. Dagegen fehlen auf ihnen bei den Arten, deren Augen gerade die Mitte der Papille einnehmen (O. coriaceum, luteum, glabrum), vollständig alle einzelligen Drüsen, welche sonst in grosser Anzahl an allen übrigen Theilen der Rückenfläche vorkommen. Ein weiterer auffallender Unterschied zwischen Papillenspitze und der übrigen Rückenfläche zeigt sich auch noch in ihrem Verhalten gegen Schmutz; bei einigen Arten nämlich ist die Oberfläche der Cuticula ganz rauh geworden durch mit ihr festverbundene fremde Körper, meistens ist dies Schlamm, doch findet man auch mitunter Bruchstücke von Kieselpanzern oder Pflanzentheilchen darauf; nur die kleine Papillenspitze bleibt ausnahmslos unbedeckt und die Aussenfläche ihrer Cuticula ist immer vollständig glatt.

Die Drüsen sind auf der Rückseite des Thieres ausnahmslos einzellige; sie sind bald äusserst klein, kaum doppelt so gross, wie die Epidermiszellen selbst, bald riesig gross, sodass man sie schon mit der Lupe leicht erkennen kann. Die kleinsten Drüsen haben, wie es scheint, immer einen sehr dünnflüssigen Inhalt; in den mittleren und grössten dagegen liegt häufig ein grosser, dicker Tropfen von geronnenem Secret, welcher in manchen Fällen so z. B. bei O. coriaceum (Taf. E. Fig. 5—8 cc) kugelrund mit höckeriger Oberfläche ist, von einer besonderen Membran umgeben zu sein scheint und nicht selten auch concentrische Schichtungen erkennen lässt, sodass dann die grossen Secretkugeln entfernt an manche Otolithen der Wirbellosen erinnern. Ausserdem aber finden sich ganz helle Säcke, bald neben jenen oder auch getrennt von ihnen, deren kleiner von wenig Protoplasma umgebener Kern meist am Grunde desselben liegt (Taf. E Fig. 1, 2, 5—8 etc). Bei allen 3 Formen ist es ausserordentlich schwer, die äusseren Mündungen zu entdecken; häufig genug zwar sieht man sie sich gegen die Epidermis hin verengern,

aber die Mündung selbst bekommt man nur selten zu Gesicht. Das liegt offenbar nur an ihrer ausserordentlichen Feinheit, sie ist nämlich kaum $^1/_{500}$ mm. dick (Taf. E Fig. 9 d r) und auch in dieser Zeichnung noch ein wenig zu weit angegeben. Hat man aber einmal diesen kurzen Hals der Drüse, wie in der Figur, wirklich tangential getroffen, so sieht man auch, dass derselbe von dichtstehenden äusserst feinen Fasern ringförmig umfasst ist. Ich glaube kaum zu irren, wenn ich diese als einen Sphinctermuskel, der den Drüsenausführungsgang umgiebt, ansehe. Bei den Drüsensäcken aber, welche z. B. bei O. coriaceum die kugeligen Concretionen enthalten, habe ich nach Ausmündungen bis jetzt völlig vergeblich gesucht. Nun wäre es wohl nicht unmöglich, dass auch hier bei Onchidien ähnliche Concretionenhaltige Zellen ohne Ausmündungen vorkämen, wie sie Bergh von so vielen Nacktschnecken des Meeres beschrieben hat. Da ich indessen bei den meisten Arten keine regelmässig geformten und geschichteten Concretionen, wie bei O. coriaceum finde, sondern nur Secretklumpen und auch bei der genannten Art die kugeligen Concretionen sehr häufig fehlen, so scheint mir doch wieder die Wahrscheinlichkeit dafür zu sprechen, dass es doch wirkliche, mit Ausmündungen versehene Drüsen seien. Darauf deutet auch die bei den meisten Arten gegen die Epidermiszellen sich zuspitzende Form der langgestreckten Drüsensäcke hin.

Die Papillen des Rückens sind sehr verschieden gross; die grössten kommen denen gleich, welche die Augen tragen, die kleinsten sind oft 5—6 mal so klein. Wir wollen die Untersuchung der mit den Grössenverschiedenheiten parallel gehenden Unterschiede in den Structurverhältnissen derselben mit den kleinsten Papillen beginnen.

An der Basis dieser letzteren finden sich öfters Drüsen verschiedener Art, in ihnen selbst aber nie; ihre Epidermis zeigt nichts Auffallendes. Etwas grössere Papillen zeigen genau unter ihrer Spitze eine verschieden grosse Concretionszelle, welche dicht an die Epidermiszellen der Spitze anstösst. Noch etwas grössere Papillen (Taf. E Fig. 5) zeigen diese Concretionszelle (cc) schon abgerückt von der Epidermis, aber noch genau die Mitte einnehmend; zwischen ihr und den Zellen der Epidermis, welche sie in den kleineren Papillen berührt, liegen 1—3 blasige kleine Zellen, welche offenbar nichts anderes sind, als einige der Epidermiszellen von der Papillenspitze (Taf. E Fig. 5 bl). In noch grösseren Papillen ist dieser Haufen von kleinen Blasenzellen sehr gross, obgleich die einzelnen Zellen nicht grösser sind, als vorhin (Taf. E Fig. 6); die Concretionszelle liegt nun nicht mehr in der Mitte, sondern seitlich und zugleich haben sich einige der kleinen Blasenzellen zu hellen, keine Concretion enthaltenden Drüsensäcken umgebildet. In abermals grösseren Papillen, die nun schon denjenigen, welche unzweifelhaft Augen enthalten, fast gleich an Grösse sind, liegen die hellen Drüsenzellen wie die Concretionszellen ganz auf der Seite und mitten zwischen ihnen, also in der Mitte der Papille, hängt an dem kleinen Haufen der Blasenzellen (Taf. E Fig. 7, 8 ap) ein unregelmässig gestalteter Pfropf von verschieden grossen Zellen mit eigenthümlichem Inhalt. Während bei jenen der Kern immer oder doch meistens am Grunde der Blasenzelle der Wandung dicht

anliegt (Taf. E Fig. 6 b l), findet sich derselbe in jenen den Blasenzellen direct anhängenden grösseren Zellen innerhalb einer Masse, welche sich in Carmin ganz ebenso färbt, wie die Linsenzellen des Auges, und gleichfalls, wie diese, durch den Einfluss des Alkohols häufig — wenn auch nicht immer — in zwei verschieden aussehende Hälften geschieden ist. Bei anderen kaum grösseren Papillen findet man endlich eine geringere Zahl der kleinen, an der Spitze liegenden Blasenzellen, dagegen eine grössere Menge der anderen in dem Zellenpfropf. Der in Fig. 8 abgebildete Schnitt scheint ohne Weiteres den Beweis zu liefern, dass diese letzteren direct hervorgegangen sind aus den kleinen Blasenzellen. In noch anderen Papillen endlich fehlen diese vollständig, während die mit dem eigenthümlichen Inhalt versehenen Zellen einen dicken Klumpen von unregelmässig langgestreckter Gestalt bilden. Die hier besprochenen Abbildungen beziehen sich alle auf O. coriaceum. Aber auch bei den anderen Arten habe ich ganz ähnliche Dinge gefunden, die hier im Detail zu schildern mir überflüssig erscheint; ich verweise nur noch auf die Abbildungen (Taf. E Fig. 13) von O. luteum, bei welchen gar nicht selten auf der Spitze der hohen kleineren Tuberkel (Fig. 13) durch Einstülpung der Epidermis ein Zellenzapfen gebildet wird, in den selbst die Cuticula hineintritt und von welchem aus direct die Ausbildung der Blasenzellen vor sich geht.

Ich denke, die hier besprochenen Verschiedenheiten im Bau der verschieden grossen Papillen machen es sehr wahrscheinlich, dass sie nur auf verschiedene Umbildungsphasen zu beziehen sind. Die leicht durch Vergleichung ganz kleiner und ganz grosser Exemplare derselben Onchidium-Art zu constatirende Thatsache, dass die Augenpapillen immer gleich gross bleiben, ihr Abstand von einander zunimmt und zwischen ihnen bei den grössten Individuen mehr und grössere augenlose Papillen, als bei den kleinsten vorkommen, beweist, dass sowohl eine Vermehrung der letzteren, wie ein Wachsthum der einzelnen stattfinden muss. Es scheint mir daher auch gestattet, die verschiedenen, eben besprochenen Structurverhältnisse der verschieden grossen Papillen miteinander in genetischen Zusammenhang zu bringen; dies ist um so weniger unerlaubt, als der so festgestellte Entwicklungsmodus ein ganz natürlicher zu sein scheint und mit der Grössenzunahme der Papillen parallel geht.

Es entsteht hiernach aus den Epidermiszellen an der Papillenspitze zuerst eine (mitunter auch mehrere) Concretionszelle, dann ein kleiner beständig sich vergrössernder Blasenzellhaufen, von dem einige Zellen, die peripherisch liegen, zu Drüsenzellen umgewandelt werden, während die übrigen sich allmählig zu einem Pfropfen von eigenthümlichen Zellen umbilden, welcher so ziemlich genau im Centrum der Papille liegt und ziemlich tief in diese hereintritt. Es ist endlich noch zu bemerken, dass die Ausbildung dieses centralen Zellpfropfens durchaus nicht in allen Papillen eintritt.

Diesen aus der Epidermis entstehenden Zellpfropfen glaube ich nun auf Grund der jetzt noch mitzutheilenden Thatsachen mit dem jüngsten Augenbulbus in Verbindung setzen zu dürfen; und ich bezeichne ihn daher von nun als Augenpfropf.

Zunächst ist zu constatiren, dass in den kleineren Papillen keine Spur von Nerven zu entdecken ist, welche von dem horizontal verlaufenden Pallialnerv aus senkrecht gegen die Papillenspitze zustrebten, während solche als allerdings kaum angedeutete Züge in denjenigen grösseren Papillen mitunter zu erkennen sind, in welchen der blasige Zellhaufe in der Papillenspitze bereits in die Tiefe gerückt ist und sich in den Augenpfropf umgewandelt hat. Ob er mit diesem dann schon in Verbindung steht, lässt sich an den mir zu Gebote stehenden Spiritusthieren nicht mehr entscheiden. Bei dem vorhin erwähnten vielleicht jungen Exemplar von O. coriaceum habe ich nun neben dem in Taf. D Fig. 6 abgebildeten Auge auch eins gefunden (Taf. E Fig. 3), welches deutlich als solches erkennbar, bei dem aber hinten der Augenbulbus noch nicht durch eine Pigmentscheide abgeschlossen ist; die im Innern liegenden Zellen treten unter dem Pigment heraus und hier schliessen sie sich einigen ganz frei und weitab vom Auge liegenden Zellen an (Taf. E Fig. 3 ap). Diese aber haben (Taf. E Fig. 11) genau das Aussehen, wie die ältesten und grössten Zellen jenes aus der Epidermis der Papillenspitze entstehenden, aber nicht von Pigment umgebenen Augenpfropfs, ihr Inhalt färbt sich gelbröthlich im Pikrocarmin und lässt 2 Abtheilungen erkennen, eine mehr körnige und eine durchscheinendere; ihr Kern ist rosaroth gefärbt. Wahrscheinlich würden nun bei der Umbildung dieses jungen Auges in ein altes durch den Schluss der Pigmentscheide am Eintritt des Sehnerven die beiden weitab liegenden Zellen vom Auge selbst abgetrennt worden sein. Ein Theil derjenigen Zellen, deren Hauptmasse dazu diente, den soliden Kern des Augenbulbus und damit die Anlage der Retina und Linse zu bilden, würde somit nicht weiter verwendet werden und wohl später zu Grunde gehen.

Diese Auffassung erscheint auf den ersten Anblick sehr sonderbar; ein zur Bildung eines Auges bestimmter unregelmässig gestalteter Zellpfropf würde durch von aussen her sich um denselben herumlegendes Pigment zu einem so bestimmt geformten Organ, wie es das Auge ist und zugleich würde er einen Theil seiner Zellen verlieren, da diese ausserhalb jener Pigmentschicht zu liegen kämen! Wenn man aber bedenkt, dass überhaupt die Entstehung dieser Rückenaugen selbst bei dem Individuum ganz von zufälligen Ursachen abhängt — da dicht neben einander Haufen mit 3—11 Augen gefunden werden — so erscheint die Annahme, dass auch bei der Entwickelung der einzelnen Theile des Auges der Zufall eine grosse Rolle spiele, nicht gar so unberechtigt. Sie wird endlich durch folgende Thatsache als völlig berechtigt erwiesen. Man würde vielleicht geneigt sein, das eben besprochene junge Auge als ein pathologisch umgebildetes anzusehen. Es ist aber eine häufig von mir constatirte Thatsache, dass solche Zellen, wie sie hier weit ab vom Augenbulbus liegen, bei ganz grossen und völlig normal entwickelten Augen gleichfalls in derselben Grösse, Aussehen und Lagerung vorkommen; sie liegen dann

immer dicht am Nerven mehr oder weniger nahe am Augenbulbus, sie zeigen immer die gleiche Färbung (in Pikrocarmin) und Scheidung in 2 Theile. Bei andern Augen endlich, selbst mitunter bei ganz jungen (Taf. E Fig. 1, 2, 12) fehlen diese ausserhalb des Augenbulbus liegenden Zellen vollständig; in solchen Fällen hat dann wohl das Pigment sämmtliche, den Augenpfropf bildenden Zellen umfasst und so zur Betheiligung an der Herstellung des Auges gezwungen.

Damit ist nun der aus den Beobachtungen heraus zu inducirende Entwickelungscyclus geschlossen. Manche Lehrbuchschreiber werden freilich wohl wieder meinen, es sei aus jenen zu viel gefolgert, etwaige Erwähnung derselben auch gewiss wieder mit Fragezeichen oder anderen beliebten Discreditirungsmitteln begleiten und sagen, da ich die directe Entwickelung eines Rückenauges aus der einfachsten Anlage im Embryo nicht beobachtet, sondern den Typus derselben nur aus Beobachtungen an grossen Thieren erschlossen habe, so sei im Grunde auch die Entstehungsweise noch erst zu entdecken. Es würde mich sehr freuen, wenn diese Herren das denn auch nur selbst thun wollten, da ich dazu ausser Stande bin. Im Grunde genommen aber gälte dieser billige Einwand überhaupt fast jeder Folgerung, die wir in der Morphologie aus der Beobachtung einzelner Entwickelungsphasen ziehen. Nun will ich gern zugeben, dass es wünschenswerth wäre, wenn die obige Darstellung noch hätte erweitert und im Detail vervollständigt werden können; aber ich muss bestreiten, dass die Verknüpfung der von mir mitgetheilten Beobachtungen auf anderem Wege zu einem besseren Verständniss derselben geführt haben würde. Ich habe festgestellt, dass auf demselben Rücken eines Onchidium verschieden grosse Augen vorkommen und dass die kleinsten derselben noch nicht die scharfe Ausbildung ihrer Theile erkennen lassen, wie sie den grösseren zukommt; es ist ferner erwiesen, dass die Papillen des Rückens mit dem Alter und Grösse des Thieres an Zahl und Grösse zunehmen, also wachsen; ich habe ferner gezeigt, dass in diesen Papillen Bildungen auftreten, welche der Grösse der entsprechenden Papillen nach geordnet einen natürlichen Entwickelungsgang darstellen. Die einzige Hypothese, zu welcher ich indessen nach den angeführten Beobachtungen berechtigt zu sein glaube, ist die Annahme, dass auch beim mittelgrossen oder selbst erwachsenen Thier eine Neubildung von Augen eintreten könne. Wollte man dies aber nicht zugeben, so liessen sich meines Erachtens alle beschriebenen Bilder junger Augen und des Augenpfropfes nur als stehen gebliebene Entwickelungsphasen solcher Augen entsprechend auffassen; dann aber würden sie mit genau demselben Recht zur Feststellung des allgemeinen Entwickelungstypus der Rückenaugen benutzt werden können, wie im ersten Falle. Dieser Typus aber ist kurz ausgedrückt folgender:

An der Spitze einer Papille entsteht durch Wucherung der Epidermis zuerst eine oder mehrere Drüsenzellen; diese werden durch weitere Wucherung und Ausbildung eines Blasenzellhaufens zur Seite geschoben; der letztere wandelt sich in den unregelmässig gestalteten Augenpfropf um, welcher durch Umlagerung von Pigment und Verbin-

dung mit dem Sehnerv zu einem ganz gleichartigen Augenbulbus wird; die innerhalb desselben liegenden Zellen des früheren Augenpfropfens bilden sich in den einzelnen Arten in sehr verschiedener Weise direct um zu den Linsenzellen, Retinafaserschicht und Stäbchenzellenlage. Die Rückbildung der ältesten Augen scheint durch Blasig- und Formlos-Werden der Zellen der verschiedenen Schichten eingeleitet zu werden.

---

§. 4. Vergleichung der Rückenaugen von Onchidium mit den Augen der übrigen Thiere.

Die Augen der Wirbelthiere und Wirbellosen unterscheiden sich fast durchgehends durch eine vollständig verschiedene Schichtfolge in der Retina. Dort stehen ausnahmslos die Stäbchen von der Linse, also auch vom Lichte abgewendet und die Retinafaserschicht liegt an der Innenfläche der Retina; in Folge davon muss ein blinder Fleck entstehen, in welchem wegen des Opticusdurchtritts keine Stäbchen vorhanden sein können. Hier bei den Wirbellosen stehen fast ausnahmslos die Stäbchenenden der Retina gegen die Linse zu gerichtet, also dem Lichte zugewendet und die Retinafaserschicht bildet die äussere Lage am Augenbulbus; ein blinder Fleck tritt dann nie auf, weil die ganze innere Fläche der Retina disponibel bleibt zur Anbringung von Stäbchen. So mannichfaltig auch sonst die Augen bei den Arthropoden, Mollusken, Anneliden etc. gebaut sein mögen: alle stimmen fast durchgängig in dieser Beziehung miteinander überein.

Die einzigen bis jetzt bekannten Ausnahmen von dieser durchgreifenden Regel werden nun durch die hier beschriebenen Rückenaugen und durch die von Pecten geliefert, mit deren wunderbarem Bau uns Hensen vor Allem in seiner bekannten schönen Arbeit vertraut gemacht hat. In Bezug nun auf die Lagerung der Stäbchen stimmen beide miteinander überein; das ist aber auch die einzige Aehnlichkeit zwischen ihnen. Bei den Pectenaugen theilt sich jeder Opticus in zwei Nerven, der eine tritt von innen her an den Augenbulbus, breitet sich hier zu einer äusserlich gelegenen Retinafaserschicht aus, an derem vorderen kreisförmigen Rande die einzelnen Fasern nach innen umbiegen, um an die den hintersten Grund des Augenraumes einnehmenden Stäbchen heranzutreten. Der zweite Nerv aber biegt sich nach vorn, tritt als solcher zwischen Hinterfläche der convex-concaven Linse nach innen ein und sendet von vorn her seine Endfasern und Retinazellen nach hinten gegen dieselbe Stäbchenschicht zu, wie der erste Augennerv. Hier liegen also die Stäbchen auch von Linse und Licht abgewendet, wie bei den Rückenaugen der Onchidien; aber es entsteht kein blinder Fleck, die Retinafasern liegen trotzdem, wie bei allen übrigen Molluskenaugen aussen am Bulbus; kurz, das Pectenauge ist in jeder Beziehung so abweichend von dem Rückenauge der Onchidien, dass weder an eine nähere Beziehung beider zu einander gedacht, noch auch das eine

zur theoretischen Erklärung des anderen benutzt werden kann. Ebensowenig sind wir einstweilen im Stande das Pectenauge auf das der übrigen Molluskenaugen zurückzuführen; ja es fragt sich sogar, ob die bei manchen Muschelgattungen, wie bei Pecten am Mantelrande oder an den Siphonaltentakeln vorkommenden und ebenso durch den Mantelrandnerv innervirten Augen in ihrer Structur mit dem Pectenauge übereinstimmen. Solche Mantelrand- oder Siphonalaugen werden von zahlreichen Muscheln angegeben; bei Bronn finden sich folgende Gattungen erwähnt: Ostrea, Anomia, Pinna, Arca, Pectunculus, Modiola, Mytilus, Cardium, Tellina, Mactra, Venus, Tridacna, Solen, Pholas; ob man aber nicht mitunter Pigmentflecke als Augen angesehen hat, scheint mir nicht ausgemacht; ich wenigstens habe bis jetzt bei den von mir untersuchten Arten von Tridacna, Pinna und Venus vergeblich nach ihnen gesucht.

Wohl aber stimmen die Rückenaugen von Onchidium dem Typus ihres histologischen Baues nach so vollständig mit denen der Wirbelthiere überein, dass man berechtigt ist, zu sagen, sie seien gebaut nach dem Wirbelthiertypus. Die stark vorgewölbte Cornea zeigt dieselben Schichten, wie bei den Augen der Wirbelthiere; die innere Hälfte derselben geht in die bindegewebige Umhüllung des Bulbus über; die zellige Linse ist von einer Kapselhaut umgeben und ihre Zellen ordnen sich, da wo sie in grösserer Zahl vorkommen, in mehreren Schichten um eine centrale Zelle an; ein Ciliarring umfasst am Pupillarrande die Linse und die Pupille scheint ihren Durchmesser verändern zu können. Der Sehnerv endlich durchbohrt die Retina, breitet sich an ihrer Innenfläche zur Faserschicht aus und setzt sich an die Stäbchenzellen, welche genau wie bei dem Wirbelthierauge nach aussen gerichtet sind und an die umfassende Pigmentschicht herantreten. Genau dieselbe Schichtfolge ist für das Wirbelthierauge bezeichnend; die Unterschiede, die bestehen, beruhen wesentlich nur auf der grossen Einfachheit im feinsten Bau aller Theile des Rückenauges und dem Fehlen eines Glaskörpers. Dieser Mangel aber kann die in allen übrigen Theilen sich zeigende Aehnlichkeit nicht aufheben. Es erscheint mir unbestreitbar, dass in Bezug auf den histologischen Bau das höchst entwickelte Rückenauge des O. tonganum, tumidum etc. als ein nach dem Wirbelthiertypus gebautes Auge zu bezeichnen ist.

Wenn wir dann aber den Entwickelungsgang dieser Rückenaugen, wie ich ihn oben festzustellen versucht habe, mit in Vergleich ziehen, so ergiebt sich, dass die histologische Identität derselben mit den Wirbelthieraugen doch eben nur eine scheinbare ist. Sie wird schon erheblich gestört durch die Verhältnisse, wie sie der Sehnerv und die Faserschicht bei den niedriger stehenden Augenformen von O. coriaceum, glabrum und typhae bieten; gänzlich zerstört wird sie durch die Entwickelungsweise. Soweit wir wissen, ist für alle Wirbelthieraugen die Bildung einer primitiven Augenblase aus der Sinnesplatte heraus characteristisch und deren Verwachsen mit dem aus der Epidermis sich einsenkenden Linsenfollikel. Wir können fordern, dass nur solche Augen von Wirbellosen dem Wirbelthiertypus zugerechnet werden, welche nicht blos in Bezug auf die

Schichtung des ausgebildeten Auges, sondern auch in Bezug auf die Entstehungsweise mit denen der Wirbelthiere dem Typus nach übereinstimmen. Von einer solchen Uebereinstimmung kann aber hier nicht die Rede sein; eine primitive Augenblase fehlt vollständig. Dagegen entwickelt sich das Rückenauge der Onchidien mit allen seinen Theilen, abgesehen vom Sehnerven, aus einem Epidermisfollikel in ganz analoger Weise, wie auch die Kopfaugen der übrigen Cephalophoren und der Cephalopoden sich ausbilden; die Retina mit allen ihren Elementen geht gerade so wie die Linse direct aus der Epidermis hervor. In der Entwickelungsweise zeigen also die Rückenaugen von Onchidium den Molluskentypus, in der histologischen Structur dagegen den Wirbelthiertypus. Höchst auffallend ist endlich, dass die beiden Kopfaugen von Onchidium auch ihrem feineren Bau nach genau denen der übrigen Cephalophoren entsprechen, indem die Stäbchen innen gegen die im Centrum des Bulbus liegende und nicht aus Zellen bestehende Linse sehen, während der Opticus sich aussen um die Pigmentschicht herum ausbreitet. Es trägt also die Gattung Onchidium zweierlei typisch verschieden gebaute Augen mit sich herum, deren Innervation zugleich sehr abweichend ist; die Kopfaugennerven entspringen wie gewöhnlich vom sogenannten Cerebralganglion, die Rückenaugennerven aber sind nichts weiter, als Anhängsel der Pallialnerven, welche mit drei getrennten Wurzeln jederseits vom sogenannten Visceralganglion ausgehen.

---

§. 5. Die biologische Bedeutung der Rückenaugen.

Sinnesorgane von so complicirtem Bau, welche plötzlich in einer Gattung der Schnecken auftreten, ohne irgendwie direct ableitbar zu sein von irgendwelchen anderen bei Cephalophoren vorkommenden Organen, wie die hier besprochenen Rückenaugen von Onchidium, müssen eine physiologische Leistung ausüben; es können gewiss nicht rudimentäre Organe sein. Es ist indessen momentan fast unmöglich, die biologische Bedeutung derselben mit Sicherheit aufzufinden und wir müssen uns daher damit begnügen, eine allerdings recht wahrscheinliche Hypothese aufzustellen.

Wo Augen vorkommen, dienen sie ihren Besitzern vor Allem als Hülfsmittel, ihren Feinden zu entgehen, oder ihre Beute zu suchen. Den letzteren Nutzen können die Rückenaugen den Onchidien nicht gewähren; denn diese fressen weder Pflanzen, noch Thiere, sondern sie schaufeln einfach Sand oder Schlamm durch ihre Zunge in den Schlund hinein, treiben ihn durch den Darmkanal hindurch und überlassen es diesem, die resorbirbaren organischen Theile oder schon halb verwesten Stoffe aus der Erde gewissermassen auszusieben. Ich habe bei Untersuchung der 19 mir bekannten Arten immer sorgfältig den Inhalt des Darmes untersucht, nie aber etwas anderes als Sand oder Schlamm darin gefunden, auch der Schlund und Magen sind immer davon ange-

füllt. Unter den Schnecken ist eine solche Nahrungsweise unerhört; dass sie bei vielen Würmern und vor Allem bei den Echinodermen recht gewöhnlich ist, weiss man.

Bei der Herbeischaffung der Nahrung können also die Rückenaugen sicher nicht von Nutzen sein, denn sie sehen damit ja in den Himmel hinein, und zur Unterscheidung der verschiedenen Meeressandsorten, der zuträglichen oder schädlichen, genügen ohne Zweifel die Kopfaugen.

Aber auch als Warnmittel vor Feinden können sie so ohne Weiteres nicht gebraucht werden, denn die Onchidien sind so entsetzlich langsame und schwerfällige Thiere, dass von einem Entfliehen gar nicht die Rede sein könnte, selbst wenn sie durch die Augen ihren herannahenden Feind schon aus grösserer Entfernung erkannt haben würden. Unter den mit den Onchidien an den gleichen Orten vorkommenden Thieren sind es nun vor Allem die Periophthalmusarten, die ihnen nachzustellen lieben. Diese Fische hüpfen in grossen Sätzen am Ufer des Meeres oder der Brakwassersümpfe, halb im, halb ausser dem Wasser entlang; geht man in den Tropen der östlichen Hemisphäre an einsamen Orten am Strande spazieren, so treibt man häufig eine ganze Schaar dieser Fische vor sich her. Aus eigener Untersuchung weiss ich, dass sie sich gerne von Onchidien nähren; doch kann ich nicht entscheiden, ob sie nur diese fressen oder vielleicht auch noch andere Schnecken. Günther giebt in seinem Fischcatalog an Bd. III pag. 96, sie nährten sich von Insecten etc. Wie entgehen nun die trägen Onchidien den lebhaften und weit springenden Feinden? Mir scheint, dass dies nur geschehen kann, indem sie mit ihren Augen die plötzlich auf sie zuspringenden Gegner erkennen, und dadurch gewarnt, diese auf irgend eine kräftige Weise abzuschrecken, ebenso plötzlich zu erschrecken verstehen. Dazu bedürfen sie besonderer Hülfsorgane.

Ich vermuthe nun, dass ihnen solche in der That in den früher erwähnten Hautdrüsen zur Verfügung stehen. Weiter oben hatte ich schon bemerkt, dass das in diesen enthaltene Secret in Form von Concretionen oder dicken unregelmässig geformten Stücken vorhanden ist, welches ganz den Eindruck macht, als müsse es im lebenden Thiere sehr zähflüssig gewesen sein. Da nun die Drüsen nur sehr feine Oeffnungen haben, so wird dieser zähflüssige Schleimklumpen nicht leicht von selbst zur Drüse herausfliessen können; der (Taf. E Fig. 9 dr und pag. 24) den kurzen Ausführgang vielleicht umspinnende Sphincter mag gleichfalls dazu dienen, das freiwillige Abfliessen oder gar das Austreiben des Secrets bei den langsamen Contractionen des Thieres zu verhüten. Wir wissen aber durch Stoliczka, dass O. typhae die grossen Augentuberkel rasch zurückzuziehen vermag. Man denke sich nun, dass die Schnecke plötzlich durch einen Periophthalmus überfallen wird; sie sieht vielleicht nur seinen Schatten auf sich zuhüpfen: ebenso plötzlich wird sie, heftig erschreckt, ihren ganzen Körper und vor Allem die Tuberkel zusammenziehen; der plötzliche und heftige Druck, der von allen Seiten die Hautdrüsen zusammenpresst, wird nun im Stande sein, trotz Sphincter und feiner Oeffnung das Secret aus den Drüsen herauszutreiben; wegen des starken zu überwindenden

Widerstandes wird die Gewalt auch gross sein, mit der die Secretpfropfen herausgetrieben werden und statt an den Seiten des Thieres, wie Thränen neben dem Auge, herabzufliessen, werden diese Pfropfen dem Fisch entgegengeschleudert werden. Dieser, erschreckt durch den feinen Sprühregen, wendet sich ab und die Schnecke ist gerettet.

Es wäre nun gewiss sehr gut möglich, dass die Schnecke sich in der hier angegebenen Weise nicht blos gegen Periophthalmus, sondern auch noch gegen andere Thiere, so z. B. gegen den ähnlich lebenden Boleophthalmus, zu vertheidigen hätte. Angenommen aber, dies wäre ihr einziger Feind, und ferner, es hinge der Periophthalmus von der Schnecke als vorzugsweise ihm zusagende Nahrung ab, so würde die geographische Verbreitung beider Thiergattungen völlig identisch sein müssen. Im Grossen und Ganzen ist das in der That nun auch der Fall. Mit Augen versehene Onchidien kommen von der Ostküste Africa's und dem rothen Meer an bis etwa in die Mitte des stillen Oceans hinein vor; nördlich gehen sie bis Japan, südlich bis nach der Nordostküste von Australien. Annähernd denselben Bezirk bewohnt auch der Fisch. Nach dem GÜNTHER'schen Catalog giebt es aber doch eine Ausnahme; es kommt Periophthalmus Koelreuteri var. papilio an der Westküste Africa's vor, wo bis jetzt keine Onchidien gefunden wurden, soweit mir bekannt ist. Wenn man indessen bedenkt, dass in N. America ein Onchidium kürzlich entdeckt worden ist (O. boreale), und berücksichtigt, dass diese Thiere keine Schalen haben, also von den eigentlichen Sammlern nicht weiter beachtet werden, so kann dieses eine negative Argument kaum viel Beweiskraft beanspruchen. Anders steht es scheinbar mit der entgegengesetzten Thatsache, dass Onchidien auch da vorkommen, wo Periophthalmus nicht lebt. Im Wiener Museum befindet sich eine neue Art von den Galapagosinseln, die ich nach ihrem Entdecker O. Steindachneri zu nennen mir erlaubt habe; in N. America findet sich das O. boreale und in England und Frankreich das O. celticum CUV.; von N. Seeland kenne ich selbst eine neue Species O. reticulatum, welche sehr nahe verwandt ist mit den beiden Arten O. patelloides und nigricans QUOY und GAIM. des gleichen Fundortes. An allen diesen Orten kommt der Periophthalmus nicht vor, ebensowenig der mit dieser Gattung sehr nah verwandte Boleophthalmus, welcher die gleiche Lebensweise mit jenem zu theilen scheint. Und dennoch widersprechen diese Thatsachen der oben aufgestellten Hypothese nicht; denn alle genannten Arten besitzen wahrscheinlich keine Rückenaugen. O. Steindachneri und reticulatum haben, wie ich aus eigener Untersuchung weiss, keine solchen und da diese beiden Arten mit den anderen des gleichen Fundortes (patelloides und nigricans) sehr eng verwandt sind und Eigenthümlichkeiten besitzen, welche vielleicht selbst eine generische Abtrennung von den übrigen Onchidien rechtfertigen möchten, so glaube ich einstweilen annehmen zu dürfen, dass auch den beiden mir unbekannten Arten die Rückenaugen fehlen werden. Ueber O. celticum liegt eine neuere sorgfältige anatomische Beschreibung von PERRIER vor, in der kein Wort von Rückenaugen steht; BINNEY's Beschreibung von O. boreale ist weniger eingehend, aber auch in ihr findet sich kein Wort über Augen auf dem Rücken. Das

stimmt nun offenbar sehr gut mit jener Hypothese, dass die Rückenaugen der Onchidien als Warnmittel im Kampfe mit den ihnen nachstellenden Fischen dienen; denn an den Orten, wo diese fehlen, bedürfen jene der sie vor Gefahr warnenden Organe auch nicht.

Ich darf indessen nicht verschweigen, dass es doch eine blinde Onchidiumart giebt, Onchidella australis, welche an denselben Orten vorkommt, wo auch die mit Rückenaugen versehenen leben; ich besitze sie sowohl von den Fidji-Inseln wie von Ostaustralien aus dem Museum GODEFFROY in Hamburg; die Angabe des Fundortes beruht also auf guter Autorität. Weiter nach Westen scheint diese Art nicht zu gehen; ich besitze zwar ein Exemplar angeblich von O. Africa, aber von einem Händler, dessen Angaben ich kein Vertrauen schenken kann. Im indischen Meer, den Philippinen, Mollucken, den Palaus fehlt die Art. Es wird sich aber nachher ergeben, dass dies meiner Hypothese ungünstige Factum doch wohl auf andere Weise zu erklären sein und dann ihr geradezu als Bestätigung dienen dürfte.

---

§. 6. Theoretische Schlussbemerkungen.

1. Die erste Entstehung der Rückenaugen. Die Onchidiumrückenaugen können entweder nur vererbte oder durch Anpassung neu erworbene Organe sein.

Für die erstere Möglichkeit spricht keine einzige Thatsache. Onchidium gehört zu den zwittrigen Lungenschnecken; die nächst verwandte Gattung ist die ganz auf dem Lande nach Art der Wegschnecken lebende Vaginulus. Diese so wenig, wie irgend eine andere Zwitterlungenschnecke, besitzt Augen vom Typus der Rückenaugen oder auch nur an einer Stelle, welche sich dem Rücken der Onchidien vergleichen liesse; sie tragen ausnahmslos nur die mit dem Kopfganglion verbundenen zwei Tentakelaugen. Ganz das Gleiche gilt auch von den Nacktschnecken des Meeres; wenn bei diesen die zwei Augen mitunter auf dem Rücken zu sitzen scheinen, so sind sie doch immer mit dem Kopfganglion, nie mit dem Visceralganglion verbunden; an den übrigen Stellen des Körpers sind auch bei den einfachsten Formen keine Organe bekannt, welche sich mit den Rückenaugen der Onchidien vergleichen liessen. (Haliotis und Fissurella besitzen gleichfalls keine Mantelaugen). Würden aber diese durch Vererbung von anderen Gattungen übertragen worden sein, so liesse sich schwer denken, dass sie dort, wo sie zuerst entstanden und doch offenbar den Trägern auch von directem Nutzen waren, so gänzlich spurlos verschwunden sein sollten, während nur diese eine Gattung sie in der grossen Mehrzahl ihrer Arten behalten hätte. Eine phylogenetische Uebertragung erscheint mir in diesem Falle ganz unannehmbar oder momentan doch undiscutirbar zu sein.

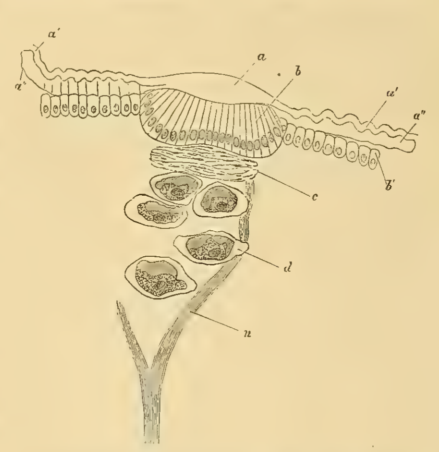
Es bleibt also nur die zweite Möglichkeit übrig: die Rückenaugen werden wohl innerhalb der Gattung selbst entstanden sein.

Bei der Erörterung dieses Punctes, wie überall, muss man zweierlei auseinanderhalten: die Frage nach der ersten Entstehung eines als Auge fungirenden Organes und die nach der weiteren Umbildung des schon vorhandenen. Nur dieser letztere Vorgang kann der Zuchtwahl überlassen sein. Das einmal angelegte Organ muss, wie jedes andere, mehr oder minder variiren; die Krümmungshalbmesser der Linse und der Cornea, die mehr oder minder starke Erweiterungsfähigkeit der Pupille, die mehr oder weniger regelmässige Lagerung der empfindenden Zellen werden, abhängig wie sie von zufälligen Momenten sind, auch den verschiedenen Augen der Individuen, ja vielleicht selbst den einzelnen Augen desselben Thieres eine ungleiche Leistungsfähigkeit ertheilen; das eine Auge wird ein unklareres Bild erzeugen müssen, als ein anderes; dieses wird weitsichtiger sein, als jenes. Mit solchen und ähnlichen Verschiedenheiten gewinnt erst die Auslese eine Handhabe, um züchtend und fortbildend auf die verschiedenen Augen zu wirken; die weiter sehenden, die ein klareres Bild liefernden Augen werden ihre Träger besser schützen. Ein Ende in der Umbildung kann erst dann eintreten, wenn der das klarste Bild gebende, das scharfe Weitsehen am Meisten ermöglichende Typus im Bau des Auges erreicht ist.

Aber nie kann die natürliche Zuchtwahl als solche das Auge neu erzeugen; die Entstehung des ersten Auges muss daher auf andre Weise zu erklären sein. Man wird im Hinblick auf die Sätze der DARWIN'schen Theorie an andere, einfacher gebaute Organe denken müssen, welche in sich variabel einmal durch die abweichende Combination ihrer Elemente ein Sehorgan hervorbrachten. Es ist dabei gleichgültig, ob diese Umlagerung der Elemente die nothwendige Folge eines für das Leben des Individuums nützlichen Wechsels der Functionen anderer Organe war, oder nur durch den Zufall hervorgerufen wurde.

Da die Rückenaugen neu gebildet wurden, so müssen sie auf augenlosen Thieren zuerst entstanden sein. Wir dürfen daher auch erwarten, dass die auf dem Rücken blinden Arten uns am Ehesten Aufschluss geben möchten; denn bei den auf dem Rücken sehenden Species werden wir beim Auffinden von Organen, die auf den Papillenspitzen liegen, immer zunächst daran denken müssen, sie mit den ebenda vorkommenden Augen in Verbindung zu setzen. Die Untersuchung der oben aufgezählten blinden Formen zeigt nun in der That, dass hier auf den Papillenspitzen Organe vorkommen, welche, da die Thiere eben blind sind, keine Augen werden können, doch aber den ersten Entwicklungsstadien der letzteren vollkommen zu entsprechen scheinen. Bei O. Steindachneri und reticulatum tragen alle grossen Papillen auf ihrer Mitte ein dickes, mehr oder minder scharf abgegränztes Polster langer Epidermiszellen, welche hier etwa 3—4 mal so lang sind, wie die der benachbarten Hauttheile. Senkrecht auf dies durch die Epidermis selbst gebildete Polster zu tritt von innen her oft ein Nerv; wie er sich mit den Zellen verbindet, konnte ich leider nicht enträthseln. Wir haben es hier offenbar mit Tastpapillen zu thun. Nun kommen aber noch drei andere Momente hinzu. Die grossen

Drüsen, ohne welche ja bei den sehenden Arten die Augen nicht als Schutzmittel wirken könnten, fehlen hier vollständig. Zweitens aber wölbt sich die Cuticula mit dem darunter liegenden Zellenpolster äusserst gleichmässig in Form eines Kugelsegments vor; während ringsherum die Cuticula in Falten gelegt oder zu kleinen Tuberkeln erhaben ist, zieht sie hier über das Zellpolster vollständig glatt hinweg. Ausserdem aber findet sich drittens unter diesem Zellpolster genau in der Mittellinie der Papille eine mehr oder minder unregelmässige Zellgruppe, deren einzelne Zellen absolut übereinstimmen mit den Zellen des primitiven Augenpfropfens bei den sehenden Arten. Der Papillennerv verliert sich zwischen diesen Zellen. Der nebenstehende Holzschnitt mag diese Verhältnisse anschaulich machen. Bei Onchidella australis, welche ja auch augenlos ist — wenigstens habe ich bisher an etwa 12 untersuchten Exemplaren keine Augen finden können — findet sich häufig ein Stadium, welches genau den in Taf. E Fig. 4, 7 und 8 abgebildeten Entwicklungsstadien der wirklichen Augen entspricht; eine Zellgruppe liegt im Centrum der Papillenspitze, dicht umgeben von einer grossen Menge secrethaltiger Drüsenzellen, und die einzelnen Zellen zeigen genau das Aussehen, wie die Zellen des Augenpfropfens in den angezogenen Figuren. Auch hier endlich ist die Oberfläche der convex vorspringenden Papillenspitze völlig rein von Schmutz und bei gut erhaltenen Exemplaren auch recht glatt; aber ein so stark entwickeltes, unter ihr liegendes Epidermiszellpolster, wie bei Steindachneri, fehlt hier. Leider gestattet die durch die massenhaft vorkommenden Drüsenzellen erzeugte lederartige Consistenz der Haut nicht, sehr dünne Schnittreihen anzufertigen. Alle Elemente also, aus welchen bei den sehenden Onchidien die Augen hervorgehen, sind hier auch schon vorhanden. Es braucht somit nur eine Pigmentschicht sich um den Zellpfropf oder das Zellpolster so herumzulegen, dass dieses von allen Seiten mit Ausnahme der vorgewölbten Papillenspitze gegen die Lichtstrahlen geschützt ist, so wird die so eingeschlossene Zellmasse wohl unmittelbar befähigt erscheinen, einen mehr oder minder präcisen Lichteindruck aufzunehmen und durch den Nerven dem Bewusstsein zu übermitteln. Dann hätte das bisherige Tastorgan seine Function gewechselt, der einfachste Augenbulbus wäre gebildet und die natürliche Zuchtwahl wäre nun im Stande, aus diesem heraus allmählig die verschiedenen Formen mehr oder minder complicirter Augen zu erzeugen, wie sie bei den verschiedenen



Schematischer Durchschnitt durch eine Tastpapille von O. Steindachneri. Vergr. 360/1. a biconvexe Verdickung der äusseren Cuticularschicht über dem Zellpolster, a' a'' die beiden Schichten der höckerigen Cuticula; b das Zellenpolster, b' die gewöhnlichen Epidermiszellen; c eigenthümliche Faserzell(?)lage unter dem Zellenpolster, deren Structur mir unklar; d die Zellen, welche denen des primitiven Augenpfropfens bei den anderen Arten vollständig gleichen; n der Nerv. Die Muskelfasern, Bindegewebe und Pigmentflecken sind absichtlich weggelassen.

Onchidiumspecies thatsächlich vorkommen. Natürlich würden diese Augen nur dann von Nutzen sein, also auch nur dann wohl fortgebildet werden können durch Zuchtwahl, wenn gleichzeitig mit ihnen auch die wirklichen Waffen, hier also die einzelligen Drüsen entstünden. Nun habe ich oben gezeigt, dass bei den augentragenden Onchidien die Drüsen der Papille aus demselben Zelllager hervorgehen, aus welchem sich später der primitive Augenpfropf bildet; bei Onchidella australis kommt neben ganz ähnlichen Drüsen der centrale Augenpfropf auch vor, obgleich er sich nie zu einem wirklichen Auge umzubilden scheint; bei den ganz entschieden augenlosen Arten aber (Steindachneri und reticulatum) fehlen die Drüsen, nicht aber der Augenpfropf und der centrale Nerv tritt an diesen und an das Zellpolster in der Epidermis heran, welches genau an der Stelle liegt, von wo aus bei den andern Arten die Umbildung der Epidermiszellen zunächst in die seitlichen Drüsenzellen, dann in die blasigen Zellen und den primitiven Augenpfropf vor sich geht. Es stellt sich also Onchidella australis als Entwicklungsstadium zwischen jene augenlosen Arten, bei denen die Drüsen des Rückens fehlen, die Papillenspitzen nur Tastorgane sind, und zwischen die augentragenden, bei denen diese mitunter zu echten Augen umgewandelt werden. Damit steht aber auch wieder die geographische Verbreitung im Einklang; denn es liesse sich von vornherein erwarten, dass eine Uebergangsform zwischen den beiden Extremen sich auch örtlich zwischen beide stellen würde. Und das ist thatsächlich der Fall. Dem indischen Gebiete kommen nur Onchidien mit Rückenaugen zu, dem östlichen Theile des stillen Oceans, Neu-Seeland und Südwest-America nur augenlose und in der Mitte, also im westlichen Theil des stillen Oceans, Nord- und Ost-Australien bis hinunter zu 30° S. Br. (Brisbane) finden sich beide Formen miteinander vereinigt; aber hier enthält die einzige, bis jetzt genau bekannte blinde Art Elemente in den Papillenspitzen, welche gestatten, diese Form als ein Uebergangsglied zwischen den auf dem Rücken blinden und den mit ihm sehenden Arten aufzufassen.

Mit der Zurückführung der Rückenaugen auf die einfach gebauten Tastpapillen der augenlosen Arten ist aber, wie mir scheint, die erste Entstehung derselben aufgeklärt, soweit ein Vorgang, den wir nicht direct beobachten können, überhaupt durch die Morphologie erklärt werden kann. Jene einfachen, wahrscheinlich als Tastorgane fungirenden Zellenpolster aber auf noch einfacher gebaute Theile zurückzuführen, ist in der That nicht schwer. Sie sind eben nichts weiter, als eine Ansammlung von verlängerten Epidermiszellen und sie haben, trotzdem sich mit ihnen Nerven zu verbinden scheinen, nicht einmal ihre Lagerung in der Epidermis aufgegeben. Nun haben aber alle lebenden Zellen vermöge der dem lebenden Protoplasma überhaupt zukommenden Eigenschaften eine ganze Anzahl von Functionen neben einander zu leisten; sie müssen sich vermehren, wenn die Epidermis soll wachsen können, denn die Dimensionen ihrer Zellen sind bei kleinen und grossen Individuen derselben Art gleich gross; sie müssen assimiliren, da ja ihre Masse zunimmt; sie müssen ausscheiden, weil bei der Umsetzung

der Nahrungsbestandtheile in die specifischen Elemente der Epidermiszellen ein Theil verbraucht werden muss; Resultat der Ausscheidungsfähigkeit aller Epidermiszellen ohne Ausnahme ist die gleichmässig die Haut überziehende Cuticula; sie vermögen durch ihre Turgescenz im Leben äusseren Druck fortzuleiten und sie haben gewiss, wie alle lebenden, d. h. protoplasmahaltigen Zellen die Fähigkeit der Empfindung; für Licht- und Wärmestrahlen endlich müssen sie durchdringbar sein. Da ist es denn sehr leicht erklärlich, dass die auf der Spitze mehr oder minder hoher Papillen stehenden Zellen durch Zuchtwahl zu besonders befähigten Tastorganen werden, da sie doch zuerst mit fremden Körpern in Berührung kommen müssen. Auch fehlen ja, wie ich gezeigt habe, die leitenden Nerven nicht. Dieselben Vorgänge aber, die sich in den noch indifferenten Zellen der Epidermis abspielen, müssen, wenn auch vielleicht in etwas vermindertem Grade, auch noch in den Epidermiszellen der Tastpapille eintreten; die Bildung einer Cuticula beweist unmittelbar, dass sie noch auszuscheiden vermögen; das Wachsthum der Papillen selbst beweist die Zunahme der Zellenmenge in jeder Papillenspitze und damit indirect auch die Nahrungsaufnahme. Durch die Zunahme des Tastvermögens der Papillenspitze sind also die anderen Lebensäusserungen nicht im Mindesten aufgehoben, sondern nur für unsere Auffassung etwas in den Hintergrund gedrängt. Durch die nothwendige convexe Krümmung der Papillenspitze müssen ferner die Licht- und Wärmestrahlen auf einen Punkt im Innern der Papille selbst concentrirt werden, wie eine solche Concentration der Licht- und Wärmestrahlen überhaupt da immer entstehen muss, wo sich die Haut in mehr oder minder regelmässigen Kugelsegmenten nach aussen vorwölbt; dies ist aber auf allen Papillen, selbst der augenlosen Onchidien in mehr oder minder starkem Grade der Fall. So lange nun keine besonderen Apparate vorhanden sind, welche die gesammelten Lichtstrahlen aufzufangen vermögen, so lange wird natürlich von der Empfindung von Licht oder gar von Bildern nicht die Rede sein können. Wohl aber vermögen die concentrirten Wärmestrahlen verschiedene Thätigkeiten, so z. B. die Ausscheidungsfähigkeit der Zellen zu steigern; man denke nur an die directe Abhängigkeit der Schweissdrüsenthätigkeit von den verschiedenen Temperaturgraden. Es kann also wohl auf solche Weise eine Umbildung der Zellen in echte Drüsenzellen hervorgerufen werden, womit natürlich nicht gesagt sein soll, dass sie nicht auch noch durch andere Ursachen bedingt sein mag. Wird nun ein Theil der Zellen an der Papillenspitze in dieser Weise umgewandelt, so behält der übrigbleibende — eben jener wirklich vorhandene primitive Augenpfropf — seine allgemeinen Eigenschaften der Vermehrung, Wachsthum, Empfindung etc. bei, und legt sich nun um ihn eine Pigmentschicht herum — der Nerv war schon vorher da —, sodass das Licht innerhalb des so eingeschlossenen Zellpfropfens aufgefangen wird, so wird dieser Bulbus als einfachstes Auge, wenn auch zunächst wohl nur zur Unterscheidung von Hell und Dunkel, dienen können, wofern nur die im Innern sich befindenden Zellen überhaupt die Empfindungsfähigkeit für Lichtstrahlen haben. So sind, indem die dem Protoplasma als solchem auch in jeder

Zelle zukommenden allgemeinen Eigenschaften je nach den verschiedenen einwirkenden Momenten hier oder dort mehr bevorzugt wurden, durch allmälige Functionssonderung aus einer einfachen Epidermiszellenlage hier Tastpapillen, dann dort Drüsen und endlich mehr oder minder hoch entwickelte Augen hervorgegangen.

2. Monophyletische oder polyphyletische Weiterbildung der einfachsten Rückenaugen? Ich habe oben gezeigt, dass, wenn man nur die histologische Structur der Augen berücksichtigt, sich eine Artenreihe herstellen lässt, in welcher dieselben auch eine Art Entwicklungsreihe darstellen. Die beiden Arten ambiguum und typhae stünden am niedrigsten; denn bei ihnen haben sich die Retinafasern noch nicht von den Retinazellen gesondert, ja bei ambiguum ist selbst die Sonderung der Linsenzellen noch nicht einmal ganz vollständig geworden. Etwas weiter entwickelt sind die Augen von O. luteum, glabrum und coriaceum, obgleich auch bei diesen die scharfe Scheidung der Schichten und namentlich die epithelartige Anordnung der Stäbchenzellen noch nicht eingetreten, wie sie für die Augen der übrigen Arten so characteristisch ist. Auch die Linse lässt im Allgemeinen (von O. typhae abgesehen) einen parallel laufenden Entwicklungsgang erkennen.

Man könnte sich versucht fühlen, daraus auf eine monophyletische Abstammung aller Augen von dem ersten einfachsten Auge zu schliessen. Das setzt indessen doch wohl voraus, dass die übrigen verwandtschaftlichen Beziehungen der einzelnen Arten gleichfalls den parallelen Gang hielten; denn eine Entwickelung aller Augenformen aus einer einzigen Stammform könnte eben nur Hand in Hand gehen mit der Entwickelung der verschiedenen Arten aus derselben Stammspecies. Oder wollte man die Augenreihe zerlegen in zwei, drei oder mehr, welche gleich von Anfang an divergirten, so würde sich diese Divergenz wiederholen müssen in denjenigen Organen vor Allem, welche nicht erst innerhalb der Gattung entstanden sein können — durch Anpassung etwa —, sondern die nothwendig vererbt sein müssen. Das aber sind die allgemeinen, nicht blos für die Gattung, sondern für alle höheren Kategorieen der Cephalophoren characteristischen Organisationsverhältnisse.

Nun hat mir die sorgfältige anatomische Durcharbeitung von 19 verschiedenen Arten gezeigt, dass in allen wesentlichen Organen eine fast durchgehende Uebereinstimmung aller Arten vorhanden ist. Nur die eine der Rückenaugen entbehrende Art, Onchidella australis, unterscheidet sich schon äusserlich von den übrigen durch zwei Charactere; es liegt bei ihr die männliche Genitalöffnung vorne rechts hinter dem rechten Tentakel, bei allen übrigen Arten zwischen beiden Fühlern; die Lungenöffnung liegt zweitens nicht genau in der Mittellinie der Körpers hinter dem After, sondern etwas nach der rechten Seite und nach vorn gerückt. Alles Andere ist wie bei Onchidium. Dieser zwei Unterschiede wegen habe ich die Art denn auch als Typus der Gattung Onchidella aufgefasst. Bei allen übrigen Species aber ohne Ausnahme liegen die männliche Genitalöffnung zwischen den Tentakeln, die Lungenöffnung in der Mittel-

linie hinter dem After, die weibliche Geschlechtsöffnung dicht neben diesem und etwas nach rechts; bei allen findet sich eine kurze Fussdrüse, die sich unter dem Munde öffnet und in deren spaltförmige Mündung sich die weibliche Genitalfurche verliert, welche an der rechten Hohlkehle zwischen Fuss und Unterfläche des Mantels von der weiblichen Genitalöffnung an entlang streicht; die Tentakel und Mundlappen sind überall gleich gebaut, das Nervensystem ebenfalls; der Schlundkopf und die darin enthaltene Radula, der eigenthümliche Magen mit seinen 3 Abtheilungen und die dreilappige Leber, die Niere und die Lunge, Herz und Gefässsystem: alle diese Theile sind so durchaus übereinstimmend, selbst im feineren Bau, dass es schwer hält, ihnen gute specifische Charactere abzugewinnen. Hier ist dies Organ ein wenig breiter, dort länger; hier liegt diese Oeffnung etwas mehr nach vorn, dort etwas mehr nach hinten; meist sind solche Unterschiede nur schwer erfassbar. Die Sculptur des Rückens endlich, ihre Papillen und deren Anordnung ist zwar in einzelnen Fällen recht characteristisch, in vielen aber lässt sie vollständig im Stich. Es ist mir mehr als einmal passirt, dass ich zwei oder gar drei verschiedene Arten anfänglich nach der Besichtigung ihres Aeussern für absolut identisch hielt, bis die nachherige Untersuchung der inneren Genitalien zeigte, dass sie nicht blos verschieden seien, sondern selbst in ganz verschiedene Untergruppen von Onchidium gehörten.

Die Geschlechtstheile selbst sind nach dem bekannten Typus gebaut; in Einzelheiten freilich weichen sie von denen der nächstverwandten Gattungen erheblich ab. Es sind hier vor Allem die männlichen Begattungsorgane, welche sie auszeichnen und zugleich grosse Mannichfaltigkeit des Baues zeigen; die übrigen Theile, die Keimdrüsen und ihre Anhangsdrüsen lassen sich weniger gut verwerthen. Bei allen Arten ohne Ausnahme tritt der Samenleiter neben der weiblichen Geschlechtsöffnung in die Haut des Fusses, läuft in dieser ziemlich nahe an der äusseren Wimperrinne, welche fälschlich von KEFERSTEIN für eine Samenrille erklärt wurde, bis an den Kopf heran und biegt hier wieder zurück in die Leibeshöhle hinein. Nach vielfachen Windungen setzt er sich an den Penis, mit welchem gleichzeitig eine eigenthümliche, aber oft ganz fehlende Penisdrüse, die schon von BLAINVILLE und CUVIER gekannt war, zwischen den Fühlern ausmündet. Die Structurverhältnisse dieser beiden Theile geben nun allein scharfe Unterschiede ab, und sie allein können zur Gruppirung der Arten benutzt werden, wenn man nicht lieber auf eine solche überhaupt verzichten will. Sie dürfen aber auch benützt werden zur Feststellung der Verwandschaftsbeziehungen der einzelnen Arten, weil sie sich in allen Cephalophorenfamilien wiederholen, also auch mit sehr viel grösserer Wahrscheinlichkeit für vererbte Organe angesehen werden können, als die Rückenaugen oder gar die Rückenpapillen.

Ordnet man nun hiernach die erwähnten 19 Arten — wobei ich natürlich die anderen schlecht beschriebenen Species unberücksichtigt lassen muss — so ergiebt sich folgende Classification innerhalb der Gattung.

Gattung Onchidium, Athemöffnung in der Mittellinie hinter dem After; männliche Genitalöffnung zwischen den Tentakeln.

1. Gruppe.	Onchidien mit Nebendrüse des Penis und mit Knorpelrohr im Penis,	—	O. verruculatum I, tonganum I, Savignyi I, tumidum I, typhae IV, glabrum III, ambiguum IV.
2. Gruppe.	Onchidien mit Nebendrüse des Penis und ohne Knorpelrohr im Penis,	—	O. samarense I, multiradiatum I, trapezoideum I.
3. Gruppe.	Onchidien ohne Penisdrüse und mit Knorpelrohr im Penis,	—	O. coriaceum II, luteum II, graniferum I.
4. Gruppe.	Onchidien ohne Penisdrüse und mit langer knorpeliger Penispapille,	—	O. cinereum I.
5. Gruppe.	Onchidien ohne Penisdrüse und ohne Knorpelrohr im Penis,	—	O. papuanum I, palaense I.
6. Gruppe.	Onchidien ohne Penisdrüse und Knorpelrohr im Penis, mit riesigen Drüsensäckchen in regelmässiger Stellung am Mantelrand (fehlen den anderen),	—	O. reticulatum 0, Steindachneri 0.

Gattung Onchidella, Männliche Genitalöffnung rechts neben dem Tentakel; Athemöffnung auf der rechten Seite des Thieres beim After. Ohne Penisdrüse aber mit Knorpelrohr und knorpeliger Penispapille 0.

Die fünf verschiedenen Augenformen habe ich in dieser Tabelle durch die hinter die einzelnen Namen gesetzten römischen Ziffern bezeichnet; die blinden Formen durch eine 0.

Man ersieht aus der Zusammenstellung auf den ersten Blick, dass von einer Congruenz zwischen der Augenentwickelung und derjenigen der Species keine Rede sein kann. In der ersten Gruppe finden sich Arten mit drei Augentypen; in der dritten mit zweien; unter diesen letzteren stimmen in Bezug auf die Stellung der Augen auf der Spitze der Papillen coriaceum und luteum wiederum mit der in der ersten Gruppe stehenden glabrum überein. Wollte man aber endlich die für einzelne Arten oft recht characteristische Form und Anordnung der Papillen des Rückens (oder überhaupt irgend einen andern Character) benutzen, so würde sich auch dann keine Congruenz zwischen den Augenreihen und den Speciesreihen ergeben. Beispielsweise würde man dann graniferum in eine Reihe mit verruculatum, tonganum, Savignyi, tumidum, samarense, trapezoideum und typhae bringen müssen, in eine zweite glabrum, ambiguum, papuanum,

palaense und multiradiatum und in eine dritte coriaceum und luteum. Damit aber wären die Arten weder nach der Aehnlichkeit ihrer Augenformen, noch nach der Uebereinstimmung in ihren Genitalien gruppirt. Kurz, man mag sie anordnen, wie man will, es ist unmöglich, Reihen aufzustellen, durch welche parallel gehende Entwicklungsreihen auch in den einzelnen Organen bezeichnet wären.

Mag man also diesem oder jenem einzelnen Character vorzugsweise oder ausschliesslich Werth für die Bestimmung der natürlichen Verwandtschaft der Arten beimessen, so wird man doch immer gezwungen sein, bald dieses, bald jenes Organ als polyphyletisch umgebildet anzusehen. Wenn wir die oben angeführte Gruppirung, basirt auf die Geschlechtstheile, als richtig annehmen, so würden dieselben Augenformen der Gruppe 1 in allen fünf verschiedenen Speciesgruppen selbständig zur Entwickelung gekommen sein, d. h. die höchst entwickelten, sich in allen wesentlichen Einzelheiten ungemein nahe stehenden Augen wären unabhängig von einander aus mindestens fünf verschiedenen Stammformen heraus polyphyletisch entwickelt worden; eine monophyletische Abstammung liesse sich für die nächst verwandten Augen nicht behaupten. Und weiter: da dann in jeder dieser fünf Entwicklungsreihen die höchstentwickelte Augenform durch allmälige Umbildung verschiedener (in Gruppe 1 und 3 ja theilweise erhaltener) Uebergänge auf die einfachste Form des primitiven Augenpfropfes zurückgeführt werden müsste, so liesse sich auch für diesen letzteren mindestens mit demselben Rechte die polyphyletische Abstammung aus fünf augenlosen Stammformen annehmen, wie eine monophyletische; denn sämmtliche augenlose Arten enthalten in ihren Papillen diejenigen Theile, welche auf dem vorhin beschriebenen Wege zu Sehorganen umgebildet werden könnten, und es würde eine allerdings recht oft geübte, aber ganz ungerechtfertigte Willkühr sein, wollte man annehmen, dass jene Theile — der Zellhaufen an der Papillenspitze — doch nur bei einer einzigen Art hätten in dieser Weise umgewandelt werden können. Ich wenigstens sehe nicht ein, durch welche Thatsachen im Bau oder Function und äusseren Einwirkungen auf diese man solche Annahme stützen wollte. Auch könnte ich in den häufig zu lesenden Redensarten von der Nothwendigkeit monistischer Auffassung keinen logischen Grund für die Annahme der monophyletischen Abstammung sehen; denn jene — die ich unbedingt zugebe — verträgt sich mit einer polyphyletischen Hypothese so gut, wie mit einer monophyletischen. In diesem Falle aber liegen Thatsachen vor, welche die polyphyletische Hypothese als berechtigter erscheinen lassen; denn die wenigen von mir untersuchten augenlosen Formen (reticulatum, Steindachneri und Onchidella australis) zeigen schon solche Verschiedenheiten im Bau der Geschlechtstheile, dass es wahrscheinlich bald gelingen dürfte, nicht blos zwei oder drei Untergruppen der sehenden Onchidien, sondern alle auf ebensoviel der Rückenaugen entbehrende Stammformen zurückzuführen. Man verstehe mich indessen recht: ich will damit durchaus nicht behaupten, dass nicht schliesslich doch alle diese Formen auf eine einzige Stammform zurückgeführt werden könnten, vielmehr nehme auch ich an, dass

dies wie in andern Fällen möglich, aber auch eben nur möglich sein dürfte. Aber es kann diese einzige Stammform mehr oder minder weit von den zu erklärenden extremen Formen abliegen; bald mögen die verschiedenen Arten einer Gattung schon auf eine Stammspecies derselben Gattung, bald auch erst auf Arten anderer Gattungen, Familien oder selbst Ordnungen zurück convergiren. Wie weit dieser Convergenzpunkt in jedem einzelnen Falle zurückliegt, das zu bestimmen, ist eben die mühsame Aufgabe der morphologischen Forschung. Die monophyletischen Hypothesen — in dem bekannten Sinne genommen, dass alle Formen, welche dieses oder jenes Individuum für nächst verwandt erklärt, auch direct von einer einzigen Species abstammen müssen — diese monophyletischen Speculationen danken ihr Dasein wesentlich nur der Sucht, alle momentan der Forschung gesteckten Grenzen naturphilosophisch (im schlechten Sinne) überspringen zu wollen; und ihre Kraft wurzelt ausschliesslich in der Leichtigkeit, mit welcher durch sie ohne Berücksichtigung der thatsächlich vorhandenen Schwierigkeiten ein System zusammengeleimt und dem nicht fachmännisch gebildeten Publicum als wissenschaftlich festgestelltes Ganze entgegen gebracht werden kann.

Nun wird man mir, um auf den speciellen Fall zurückzukommen, vielleicht ohne Weiteres die Wahrscheinlichkeit zugeben, dass diese Rückenaugen unabhängig von einander in mehreren Stammformen — also polyphyletisch — entstanden seien, doch aber das Recht zur Verallgemeinerung des so gewonnenen Satzes bestreiten; man wird darauf hinweisen, dass gerade durch meine Untersuchung gezeigt worden, es seien jene Rückenaugen eben nur Anpassungsorgane. Und da bekanntlich nur die Charactere der Vererbung von Bedeutung seien für die Erkennung der Verwandtschaftsbeziehungen, die Anpassungscharactere aber gänzlich werthlos dafür, indem dieselben Organe gleichzeitig in den verschiedensten gar nicht näher verwandten Thiergruppen auftreten könnten: so wäre der polyphyletische Ursprung der Rückenaugen bei Onchidium sehr erklärlich und gänzlich bedeutungslos für die allgemeinere Frage nach der Entstehung der Vererbungscharactere dieser Gattung.

Wie mir scheint, beweist aber das Auftreten eines gleichartig gebauten und gleicher oder ähnlicher Hauptfunction dienenden Organs in zwei oder mehr gar nicht näher verwandten Formen noch durchaus nicht, dass ein solches auch dann nicht als Erkennungszeichen für die Verwandtschaft der einzelnen Arten dienen könne, wenn es innerhalb einer in sich ganz geschlossenen Gattung aufträte; namentlich aber dann, wenn es in seinen einzelnen Umbildungen einen Entwickelungsgang darstellte, wie dies hier der Fall ist. Oder mit anderen Worten: der durch die verschiedenen Ausbildungsstufen des Rückenauges, z. B. in der ersten systematischen Gruppe (verruculatum bis ambiguum) angedeutete Entwickelungsgang macht es zum Mindesten höchst wahrscheinlich, dass hier der Anpassungscharacter für die einzelnen Arten schon ein Erblichkeitscharacter geworden ist. Wollte man dies letztere nicht zugeben, so würde man gezwungen sein, anzunehmen, dass in jeder einzelnen Art das Auge für sich entstanden

sei; und weiterhin, dass jene verschiedenen Ausbildungsstufen des Auges, die innerhalb der ersten in sich ganz geschlossenen Speciesgruppe thatsächlich vorkommen, nicht durch Zuchtwahl entstanden, sondern auf ein Machtwort hin erschaffen worden seien. Die Absurdität dieser Consequenz beweist, dass in dem gegebenen Falle die Annahme, es seien die höchst entwickelten Augen durch Umbildung, also durch Vererbung von einer Art auf die andere entstanden, die allein richtige sein kann; und daraus folgt wiederum, dass dieselbe Form des Auges — wie sie in den 5 Speciesgruppen vorkommt — polyphyletisch durch Zuchtwahl entstanden sein muss, da ein Versuch sie monophyletisch zu erklären, an der Incongruenz in der Entwickelung und Ausbildung der übrigen erblichen Charactere und der Augen scheitern muss.

Aber ich behaupte schliesslich, dass auch für alle Erblichkeitscharactere der gleiche Satz gilt: dass eine polyphyletische Abstammung derselben ebensogut möglich sei, wie eine monophyletische.[1]) Denn ein jeder Vererbungscharacter, selbst der allgemeinsten Art, muss ursprünglich einmal ein Anpassungscharacter gewesen sein, da er ohne Anpassung an bestimmte Lebensverhältnisse nicht hätte existiren oder vererbt werden können. Alle Primitivorgane oder systematischen Charactere der höchsten Ordnung — welche also den Typus der grossen Gruppen bestimmen — müssen einmal neu entstanden sein, d. h. durch Umbildung noch früher vorhandener, aber noch einfacherer Theile; ihre Fixirung und weitere Umbildung, also die Vererbung auf alle Formen desselben Typus kann nur dann eintreten, wenn sie gleich anfänglich eine physiologische Bedeutung hatten, somit Anpassungsorgane waren. Die Möglichkeit ihrer Umbildung zu Vererbungscharacteren hängt dann aber ab von gewissen in ihnen selbst liegenden Eigenschaften. Ein Anpassungscharacter, welcher, wie das Rückenauge der Onchidien, sich bereits mit allen seinen einzelnen Theilen auf eine scharf von allen übrigen Functionen geschiedene Leistung unter Zurückdrängen aller anderen immanenten Fähigkeiten hat einrichten müssen, wird schwerlich für grosse Gruppen ein den Typus bestimmender Vererbungscharacter werden können; auch wird er gewiss nicht im Stande sein, durch seine möglichen Umbildungen die Organe der Nachbarschaft so zu beeinflussen, dass daraus auch eine Umbildung im typischen Bau des Thieres entspränge. Ein Primitivorgan aber, welches bei seinem ersten Entstehen als Anpassungscharacter, in einer oder mehreren Species, die Gesammtsumme der dem Protoplasma überhaupt zukommenden Functionen möglichst gleichmässig behalten hat neben der geringen Steigerung jener Fähigkeit, welche es an bestimmte Lebensverhältnisse anpasste: ein solches Organ wird im Stande sein sich ohne durchgreifende Veränderung des morphologischen Typus nach

1) Was hier von einzelnen Characteren gesagt wird, gilt natürlich ebenso von den Thieren selbst. Ich habe schon vor langer Zeit in meiner Monographie der Holothurien darauf hingewiesen, dass bei diesen eine Menge Verwandtschaftsbeziehungen oder Aehnlichkeiten vorkommen, welche sich nicht durch monophyletische Hypothesen erklären lassen; früher und später ist von den verschiedensten Anhängern des Darwinismus — Vogt, Huxley, Fol etc. — mit Bezug auf die Abstammung anderer Thiergruppen derselbe Satz aufgestellt worden.

den verschiedensten Richtungen hin zu entwickeln. Und ebenso wird ein primitiver Anpassungscharacter zu einem, durch lange Entwicklungsreihen hindurch festhaltbaren Vererbungscharacter werden müssen, wenn er sich in solchen Lagerungsverhältnissen und Functionsbeziehungen zu den andern typischen Organen befindet, dass durch ihn und seine Leistungen die Möglichkeit mannichfaltigster Umbildung der übrigen Organe gewährleistet erscheint. Je specialisirter also von vornherein die Function eines neu entstandenen Anpassungscharacters ist, um so weniger leicht wird er für grössere Thiergruppen ein den Typus bestimmender Erblichkeitscharacter werden können, und um so kleiner wird (systematisch) diejenige Thiergruppe wirklich sein, für welche er diesen Werth erhält. Eine absolut gültige Scheidung zwischen systematisch unwichtigen Anpassungs- und allein verwerthbaren Vererbungscharacteren existirt demnach nicht; die Grenzen zwischen beiden schwanken, sie können daher auch nur durch die Untersuchung jedes einzelnen Falls gefunden, nicht aber aprioristisch festgestellt werden.

Zum Schluss kann ich mir nicht versagen, hier einen Punct noch ganz besonders hervorzuheben, der wohl Jedem schon von selbst bei dem Lesen obiger Zeilen entgegengetreten sein wird. Ich habe gezeigt, dass der Entwicklungstypus der Rückenaugen sich dem der übrigen Molluskenaugen anschliesst; denn es ist für diese bezeichnend, dass selbst bei den so ungemein complicirt gebauten Augen der Dintenfische sämmtliche wesentlichen Theile des Augenbulbus mit Ausnahme des Sehnerven direct aus einem Epidermisfollikel entstehen. Die Schichtfolge der Retina aber ist bei den höchstentwickelten Rückenaugen der Onchidien eine solche, wie sie ganz ausschliesslich im Auge der Wirbelthiere vorkommt. Es ist also hier der Beweis geliefert, dass dieselben Lagerungsbeziehungen der einzelnen Schichten eines Organs zu einander auf zweierlei typisch verschiedene Weise entstehen können; es ist zweitens aber auch gezeigt, dass dieselbe primitive Anlage — der Epidermisfollikel — sich auf zweierlei typisch verschiedene Weisen in dasselbe Organ[1]) umbilden, und dass dieser doppelte Vorgang sogar in demselben Individuum vorkommen kann.

Was aber für ein Organ Geltung hat, muss auch für alle anderen Geltung besitzen können. Ein Primitivorgan daher, welches anfänglich als Anpassungscharacter auftrat, wird sehr wohl in zwei oder mehr schon verschiedenen Formen auch in verschiedener Weise entstehen, doch aber im ausgebildeten Zustande typisch identisch sein können. Nehmen wir ein Beispiel. Ein im Innern eines Thieres sich ausbildender, mehr oder minder elastischer und in Spannung befindlicher Axenstrang — wie etwa die Chorda

1) Ich muss hier ausdrücklich darauf hinweisen, dass ich das Wort Organ nur anwende, wo es sich um physiologisch vergleichbare Theile des Thieres handelt; diesem stelle ich bei rein morphologischer Vergleichung das Glied gegenüber. Dasselbe Organ kann unter Umständen, braucht aber durchaus nicht immer dasselbe Glied zu sein.

der Wirbelthiere — wird ohne Zweifel durch diese Eigenschaften dem Träger von Nutzen werden können, es wird ein Organ sein müssen. Nun wissen wir, dass es bei den wirbellosen Thieren eine ganze Reihe verschiedener Larven- oder Embryonalformen giebt, welche bis jetzt in keiner Weise durch Beobachtung auf denselben Entwicklungstypus zurückgeführt worden sind, höchst wahrscheinlich vielmehr auf verschiedene Bildungsweisen zurückführbar sein werden. Aehnlich verschiedene primitive Typen lassen sich bis zu den höchsten Wirbelthieren hinauf verfolgen. Gesetzt nun, es entstünden in einigen dieser primitivsten Embryonalformen solche stützende Axenstäbe, das eine Mal aus dem Ectoderm, das andere Mal aus dem Entoderm, und sie gelangten durch ihre weitere Umbildung in dieselben Lagerungsbeziehungen zu den übrigen Organen, so würde dasselbe Primitivorgan, welches durch seine Leistungen und Umbildungsfähigkeit den Typus einer grossen Reihe von Thieren bestimmt hat oder wenigstens mit hat bestimmen helfen, dennoch ursprünglich in zweierlei schon verschiedenen Thieren und auf zweierlei verschiedene Weise entstanden sein. Es wäre das ein Vorgang, den man mit Anderen — Vogt, Schmidt etc. — als Convergenz der Charactere zu bezeichnen hätte.

Mit der theoretischen Möglichkeit des polyphyletischen Ursprungs der allereinfachsten Charactere — der sogenannten Primitivorgane — aber ist die Möglichkeit monophyletischer Entstehung derselben Charactere — überhaupt oder in kleineren Gruppen — doch wieder nicht ausgeschlossen. Es handelt sich also darum, durch Beobachtung zu entscheiden, wo das eine und wo das andere wirklich stattgefunden habe. Ist man im Zweifel, ob bei einem physiologischen Experiment die eine oder die andere von zwei überhaupt möglichen Ursachen einen bestimmten Vorgang hervorgerufen hat, so richtet man das nächste Experiment so ein, dass der eine der möglicher Weise bestimmenden Einflüsse nicht zur Wirkung kommen kann. Die Antwort wird eine schlagende sein. Das gleiche Verfahren muss auch in der Morphologie zum Ziele führen. Nun bestreite ich rundweg, dass der Beweis wirklicher Homologie — dies Wort in seinem engsten Sinne genommen — bei monophyletischer Entstehung der einfachsten Primitivorgane — der Keimblätter — oder der ersten Embryonalformen schon geliefert sei durch die Keimblättertheorie. Trotzdem aber nehme ich sie an als Basis meiner Untersuchungen: sie hat für mich einstweilen nur heuristische Bedeutung, diese aber auch im höchsten Masse. Denn nur durch das consequente Suchen nach den aus der hypothetischen Annahme ihrer Richtigkeit sich ergebenden speciellen Homologieen zwischen den Thiergruppen verschiedener Ordnung und ihren Organen kann es gelingen, die wirklichen und die scheinbaren Homologieen von einander zu sondern, oder zu zeigen, dass ein innerhalb einer bestimmten Gruppe auftretendes und den Typus derselben bestimmendes Organ hier auf polyphyletischem oder dort auf monophyletischem Wege entstanden sei.

Buchstabenerklärung.

ap primitiver Augenpfropf,
b blinder Fleck,
bl Blasenzellen an der Spitze der kleinen Papillen,
c Ciliarring,
cc Concretionszellen der Papillen,
co Cornea,
dr Drüsenzellen der Papillen,
ep Epidermis,
f Faserschicht der Retina,
l vordere, l' zweite hintere Linsenhälfte, l'' dritte Linsenschicht,
lk vordere, lk' hintere Linsenkapsel,
opt Opticus,
p Augenpapille,
pu Pupille des Auges,
sph muthmasslicher Sphincter,
st Stäbchenzellen,
stk Stäbchenkörper.



Tafel A.

Fig. 1. Stück der Rückenhaut mit den einfachen Augen von O. glabrum (zu Fig. 8).

Fig. 2. Onchidium tonganum in natürlicher Grösse mit den Augenpapillen.

Fig. 3. Drei Augen von O. cinereum ganz zurückgezogen. (Vergr. 200/1). *p* die centrale Papille, *pu* die Pupillen der drei schräg stehenden Augen.

Fig. 4. Augenpapille mit drei Augen von O. graniferum. Die sich berührenden Augen sind theilweise von der centralen Papille verdeckt. (Vergr. 72/1).

Fig. 5. Augenpapille von O. verruculatum mit 9 Augen. (Vergr. 72/1).

Fig. 6. O. ambiguum von Singapore.

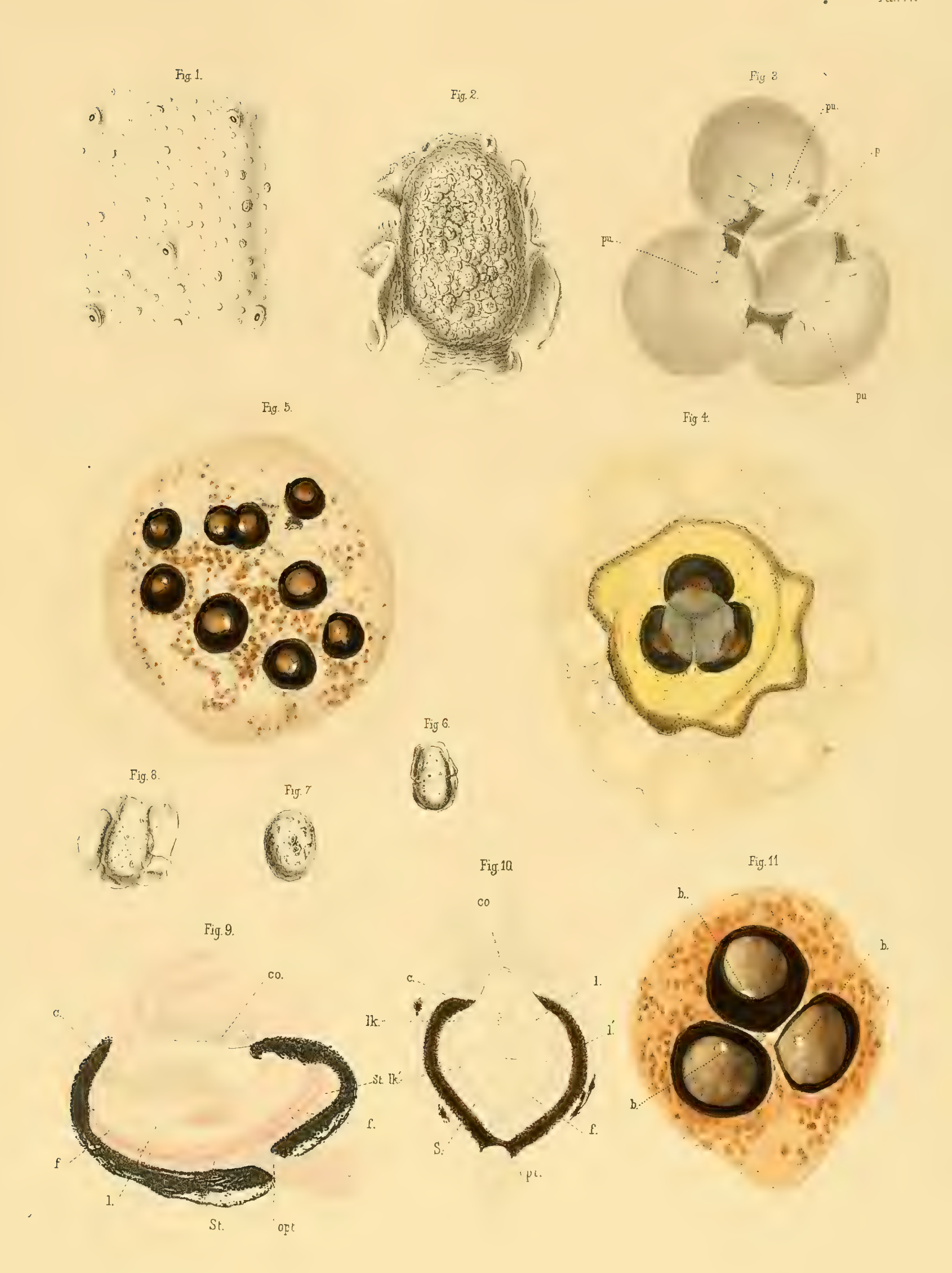
Fig. 7. O. ambiguum von den Palaos.

Fig. 8. O. glabrum von den Philippinen.

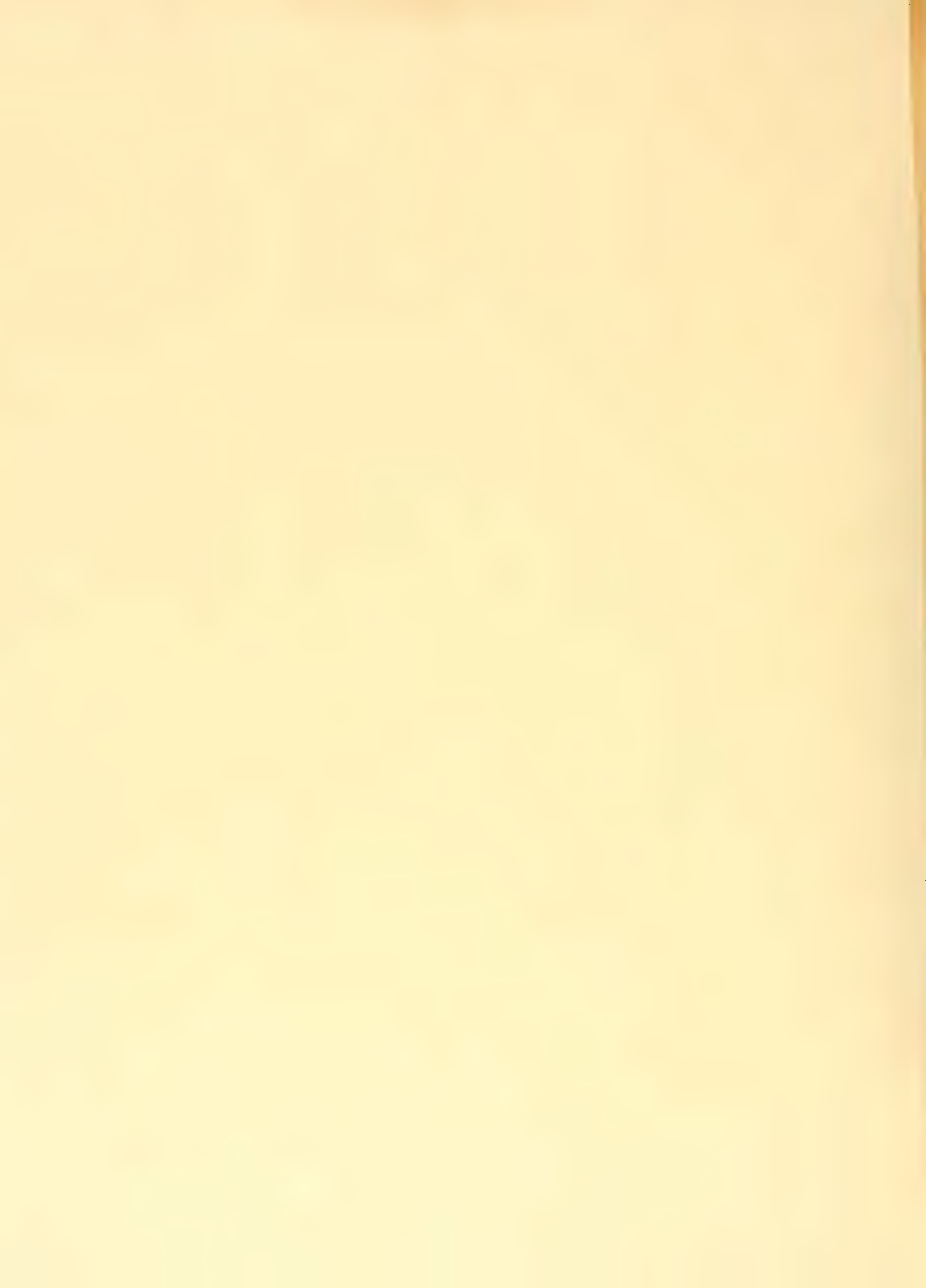
Fig. 9. Axenschnitt durch das Auge von O. samarense im zurückgezogenen Zustande. (Vergr. 200/1). Buchstabenerklärung s. oben.

Fig. 10. Axenschnitt durch das Auge von O. verruculatum. (Vergr. 200/1). Die Gerinnung der beiden Linsenzellen ist hier nicht angegeben, im Uebrigen ist die Zeichnung getreu nach dem Schnitt mittelst Camera ausgeführt.

Fig. 11. O. tumidum, horizontal angeschnittene Augenpapille, um den im Grunde des Augenbechers befindlichen blinden Fleck, Eintrittsstelle des Opticus, zu zeigen. (Vergr. 72/1).



Lith. Atelier F. Rupprecht. Leipzig



Tafel B.

Fig. 1. Segment eines Schnittes durch das Auge von O. verruculatum, um den muthmasslichen Sphincter *sph* zu zeigen. (Vergr. 360/1.)

Fig. 2. O. verruculatum. Cornea mit etwas abgehobenen Epidermiszellen, darunter die Linsenkapsel der vorderen Linsenzelle. (Vergr. 360/1).

Fig. 3. O. tonganum. Durchschnitt durch das Auge, der Opticus ist nicht getroffen. (Vergr. 200/1).

Fig. 4. O. tonganum. Segment eines Augen-Durchschnitts, um das Verhältniss der beiden Linsenkapseln *lk* und *lk'* zum Ciliarring und zur Cornea zu zeigen. (Vergr. 360/1).

Fig. 5. O. typhae. Axialer Augendurchschnitt. Der Opticus spaltet sich bei seinem Eintritt in die zellige Retina in 2 Aeste, deren einer rechts gleich aufhört, während der links etwas weiter zwischen die Zellen eindringt. Zu Fig. 11 gehörig. (Vergr. 360/1).

Fig. 6. O. verruculatum. Vorderes Segment des Schnittes Tafel A Fig. 10, stärker vergrössert, um die Linsenkapseln, Schichtung der Cornea und den elastischen Ring der vorderen Linsenkapsel (*c*) zu zeigen. (Vergr. 360/1).

Fig. 7. O. cinereum. Segment eines Schnittes, welcher einen Theil der Stäbchenzellen tangential getroffen hat. (Vergr. 360/1).

Fig. 8. O. samarense. Schnitt durch ein halb hervorgestrecktes Auge (vergl. Taf. A Fig. 9). (Vergr. 360/1).

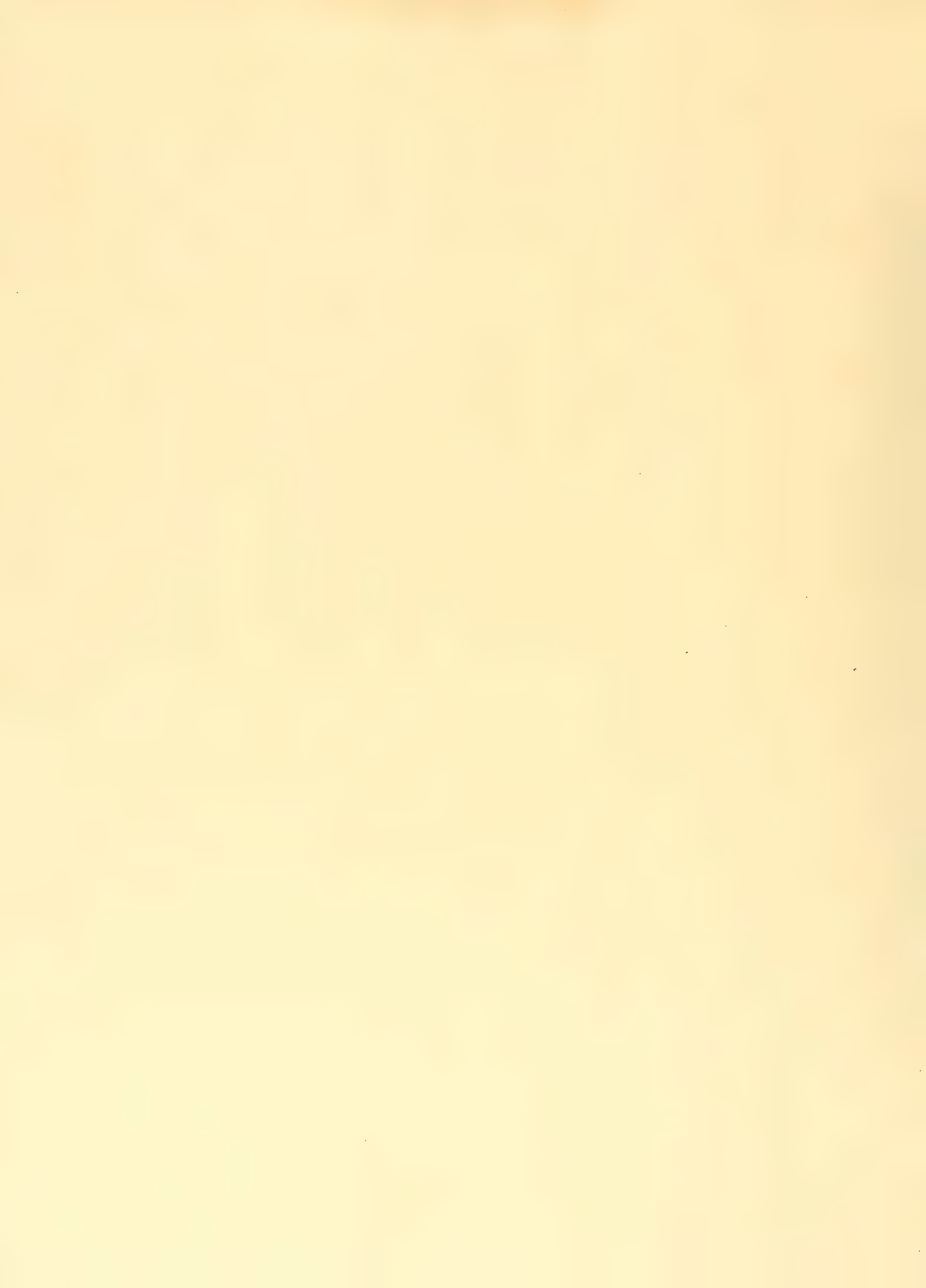
Fig. 9. Aeussere Fläche eines Tangentialschnittes von O. samarense, um die unregelmässige hier und da zellenähnliche Felderung in der Anordnung des Pigments zu zeigen. (Vergr. 360/1).

Fig. 10. O. cinereum. Durchschnitt durch die Mitte einer Augenpapille mit zurückgezogenen Augen. (Vergr. 200/1). Der Schnitt hat nur im linken Auge die Cornea getroffen, in keinem der beiden den Sehnerv.

Fig. 11. O. typhae. Der an den Schnitt Fig. 5 sich direct anschliessende Schnitt; hier geht der linke Ast des Opticus sehr weit nach links und verliert sich allmählig zwischen den Zellen. Die Combination beider Schnitte beweist, dass hier die geschichtete Retina ungemein dick ist. (Vergr. 360/1).



Lith. Atelier, F. Rupprecht, Leipzig.





Tafel C.

Fig. 1. Onchidium ambiguum, Längsschnitt, zu Fig. 4 und 7 gehörig. (Vergr. 200/1).

Fig. 2. O. glabrum. Schnitt durch Cornea und Augenbulbus, der Opticus ist nicht getroffen. (Vergr. 360/1).

Fig. 3. O. tumidum. Stäbchenzellen in situ, der Kern war in der Zelle nicht deutlich. (Vergr. 360/1).

Fig. 4. O. ambiguum. Schnitt genau durch die Augenachse, schliesst sich direct an Fig. 1 an. (Vergr. 200/1).

Fig. 5. O. ambiguum. Dicker Schnitt, zeigt die vordere aus 2 Zellen bestehende eigentliche Linse *l* und die hintere aus zahlreichen Zellen bestehende hintere Linsenhälfte. (Vergr. 360/1).

Fig. 6. O. cinereum, Stäbchenzellen. (Vergr. 360/1).

Fig. 7. O. ambiguum. Dritter Schnitt auf Schnitt Fig. 4 direct folgend. (Vergr. 200/1).

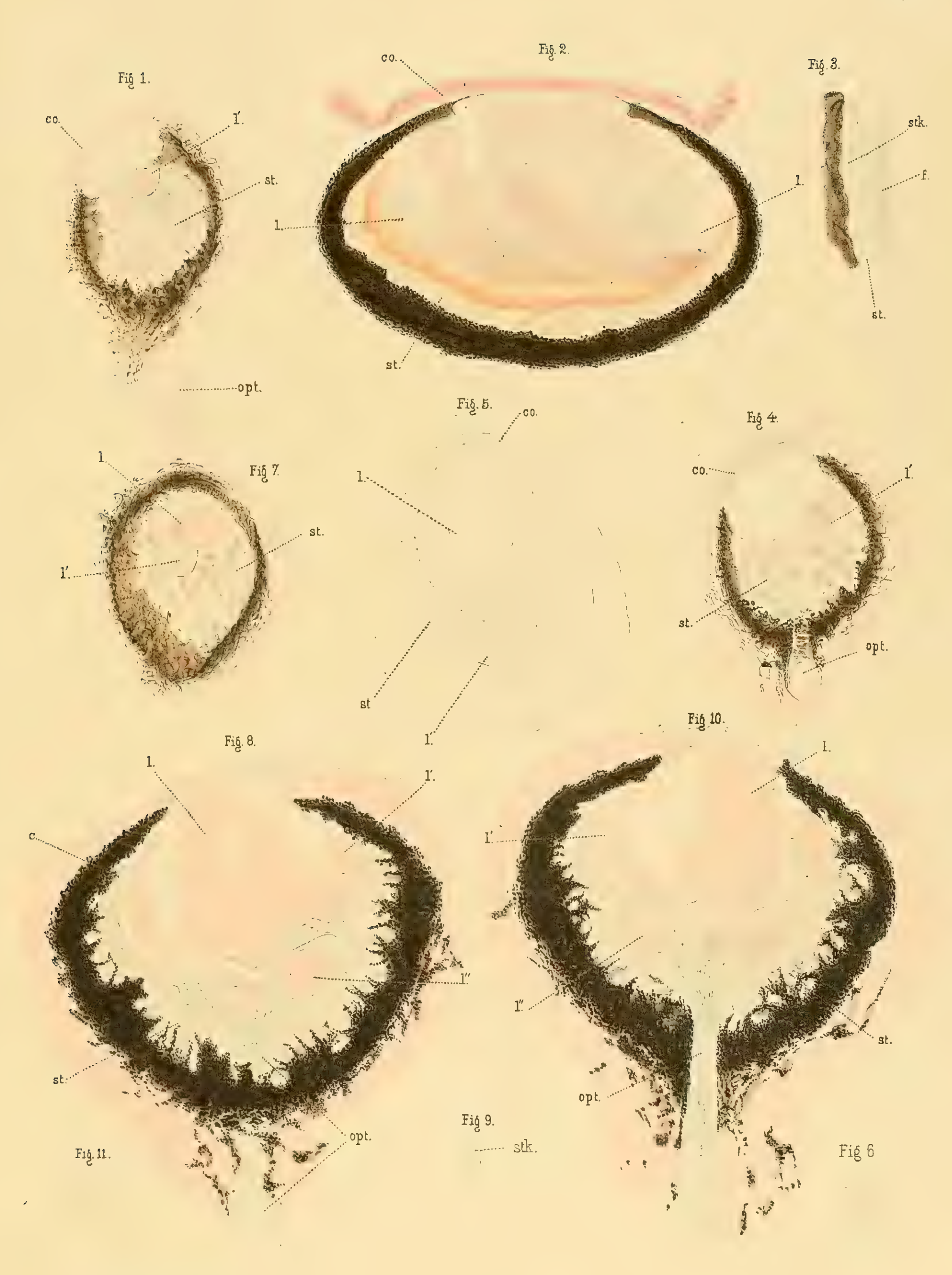
Fig. 8. O. luteum. Zu Fig. 10 gehöriger Schnitt durch den Augenbulbus hart an der Eintrittsstelle des Opticus. Die Cornea war in diesem Auge zerrissen, das Epithel abgefallen.

Fig. 9. O. tonganum. Stäbchenzelle. (Vergr. 360/1).

Fig. 10. O. luteum. Schnitt genau durch die Augenaxe, zu Fig. 8 gehörig. (Vergr. 360/1).

Fig. 11. O. tumidum. Stäbchenkörper in situ von oben gesehen. (Vergr. 360/1).

Taf. C.



Lith. Atelier F. Rapprecht Leipzig





Tafel D.

Fig. 1. Onchidium coriaceum. Schnitt durch den Bulbus, um die drei Linsenschichten *l*, *l'* und *l''* zu zeigen. (Vergr. 200/1).

Fig. 2. O. coriaceum. Schnitt durch die Augenaxe, mit dem Eintritt des Sehnerven. (Vergr. 360/1).

Fig. 3. O. coriaceum. Segment eines Axenschnittes, in welchem einige Stäbchenzellen tangential getroffen sind, sodass in diesen die gelblichen Stäbchenkörper ***stk*** hart am Pigment deutlich zu erkennen sind. (Vergr. 360/1).

Fig. 4. O. coriaceum. Durchschnitt durch die Sehaxe, um die Theilung des Opticus und die Kreuzung seiner beiden Hälften innerhalb des Augenbulbus zu zeigen. Die vorderen Linsenzellen sind herausgefallen. (Vergr. 360/1).

Fig. 5. O. coriaceum. Tangentialschnitt dicht am Opticuseintritt. Man sieht hart am Pigment den Kreis von Stäbchenkörpern, nach innen zu die kernhaltigen Enden der Zellen, ganz in der Mitte fehlen auch diese und man sieht die röthlich gefärbte Linse und zum Theil auch die Retinafasern. (Vergr. 360/1).

Fig. 6. O. coriaceum juv.? (n. sp.?) Durchschnitt durch ein sehr kleines Auge, dessen vordere Linsenzelle hart an die Epidermis stösst. Ist vielleicht ein Entwicklungsstadium der grossen Augen. Zwischen Linse und Retinazellen liegt keine Faserschicht. (Vergr. 360/1).

Fig. 7. O. coriaceum. Ein zweiter zu Fig. 1 gehöriger Schnitt mit 8 Linsenzellen, die vordere ist nicht mehr getroffen. (Vergr. 360/1).



Lith. Atelier F. Rupprecht Leipzig.





Tafel E.

Fig. 1. O. glabrum. Schnitt durch ein junges Auge (cfr. Taf. C Fig. 2), zu Fig. 2 und 12 gehörig. Augenbulbus enthält noch ganz indifferenzirte Zellen. (Vergr. 360/1).

Fig. 2. O. glabrum. 2. Schnitt zu Fig. 1.

Fig. 3. O. coriaceum juv.? (n. sp.?) Kleines Auge, bei dem die Pigmentschicht hinten nicht geschlossen ist; dahinter und zwischen den 2 grossen Drüsenzellen (*dn*) liegen 2 Zellen, die in Fig. 11 stärker vergrössert dargestellt sind. (Vergl. 200/1).

Fig. 4. O. tumidum. Eine Papille mit eigenthümlicher Zellgruppe grade unter der Spitze, die wahrscheinlich die erste Anlage von mehreren Augen bildet. (Vergr. 360/1).

Fig. 5—8. O. coriaceum. 4 verschiedene Entwicklungsstadien des primitiven Augenpfropfens; *cc* die zuerst auftretende Concretionszelle; *bl* die Blasenzellen an der Papillenspitze; *ap* die Zellen des Augenpfropfens, deren Entstehung aus den Blasenzellen in Fig. 8 sehr deutlich ist. (Vergr. 360/1).

Fig. 9. O. luteum. Eine Papille mit einer den kurzen Ausführgang zeigenden Drüsenzelle, den blasigen Zellen an der Papillenspitze und einigen grösseren hinter den Drüsen liegenden Zellen, die wahrscheinlich zum primitiven Augenpfropf gehören. (Vergr. 200/1).

Fig. 10. O. coriaceum. Ein junger Augenbulbus, in welchem eine Zelle bereits anfängt, sich in eine Linsenzelle umzuwandeln (cfr. Taf. D Fig. 2 und 4). (Vergr. 360/1).

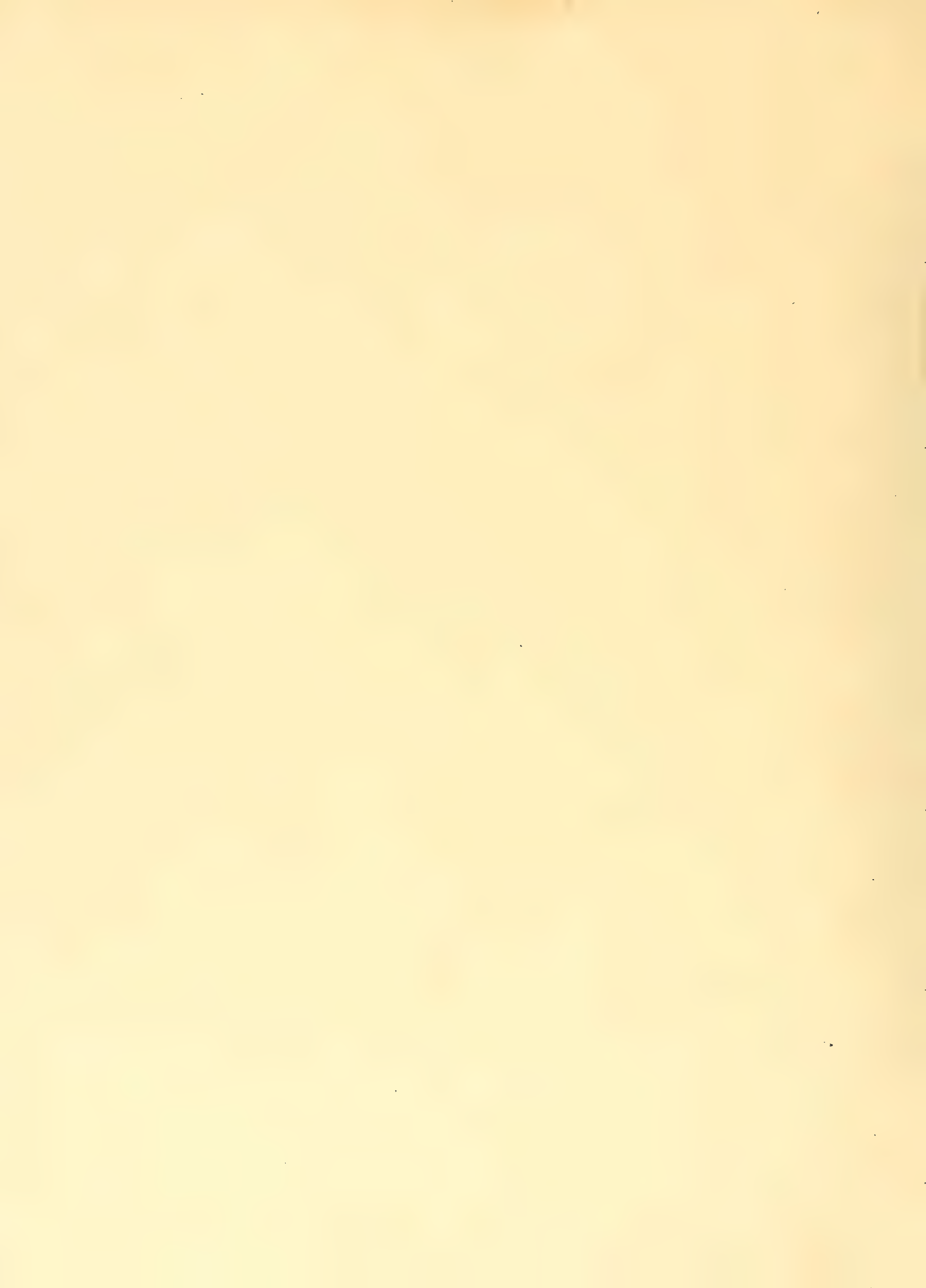
Fig. 11. Zu Fig. 3 gehörig. (Vergr. 360/1).

Fig. 12. Dritter Schnitt zu Fig. 1 u. Fig. 2 gehörig. Die 2 ausserdem noch von demselben Auge genommenen Schnitte wurden nicht abgebildet, weil sie nur als Tangentialschnitte Pigmentschicht und eine kaum bemerkbare Spur der äussersten Zellen getroffen hatten. (Vergr. 360/1.)

Fig. 13. O. luteum. Junge Papille (cfr. Fig. 9), an deren Spitze sich eine Einstülpung gebildet hatte; von dieser aus treten grosse Zellen in's Innere, um den primitiven Augenpropf zu bilden. (Vergr. 360/1).



Lith. Atelier, F. Rupprecht, Leipzig.



REISEN

IM

ARCHIPEL DER PHILIPPINEN

VON

DR. C. SEMPER

PROFESSOR DER ZOOLOGIE UND VERGLEICHENDEN ANATOMIE IN WÜRZBURG.

ZWEITER THEIL.

WISSENSCHAFTLICHE RESULTATE.

DRITTER BAND.

LANDMOLLUSKEN.

ZWEITES ERGÄNZUNGSHEFT.

MIT FÜNF TAFELN UND SIEBEN FIGUREN IM TEXT.

WIESBADEN.

C. W. KREIDEL'S VERLAG.

1894.



REISEN

IM

ARCHIPEL DER PHILIPPINEN

VON

Dr. C. SEMPER
PROFESSOR DER ZOOLOGIE UND VERGLEICHENDEN ANATOMIE IN WÜRZBURG.

ZWEITER THEIL.

WISSENSCHAFTLICHE RESULTATE.

DRITTER BAND.

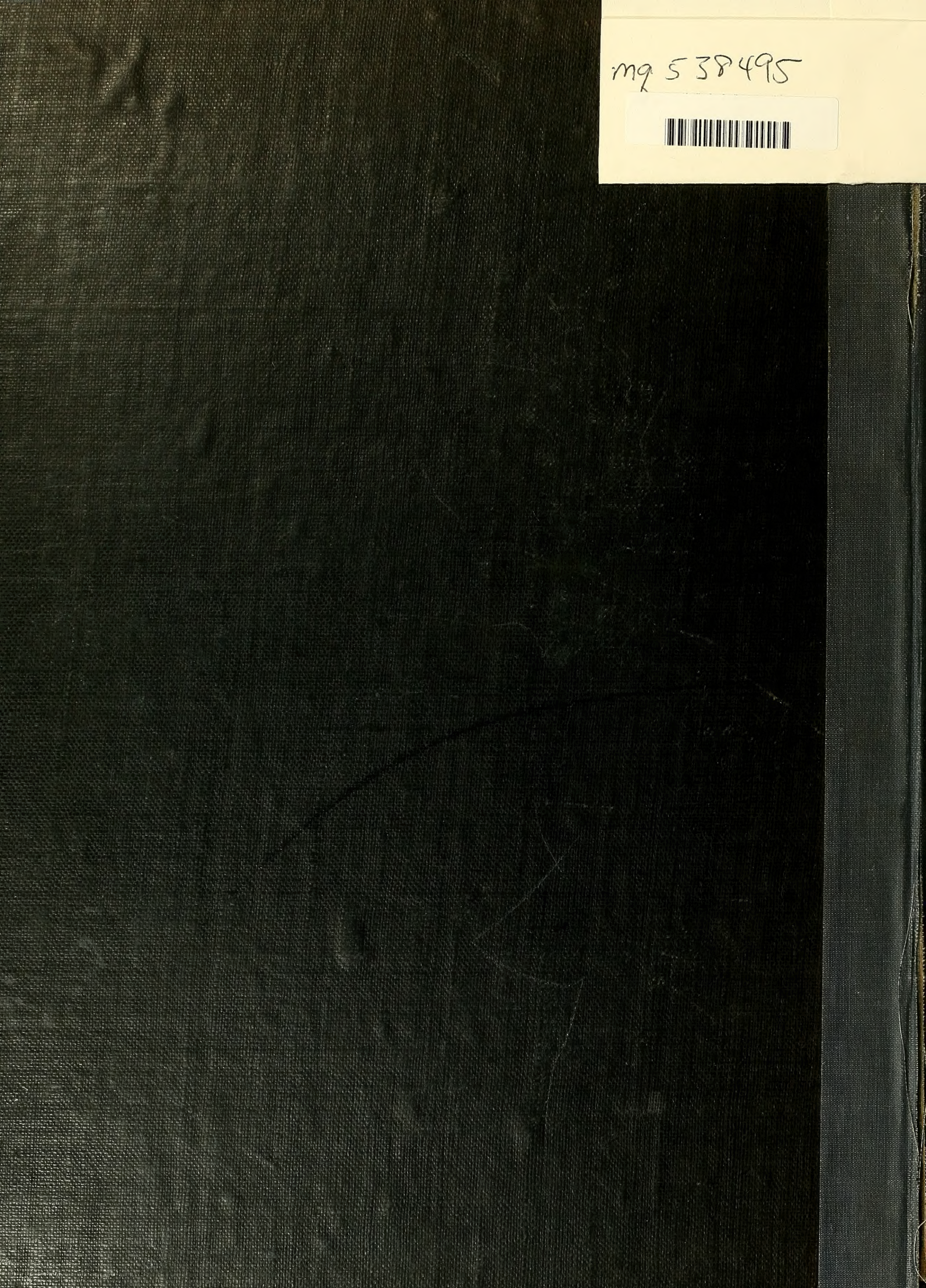
LANDMOLLUSKEN.

ZWEITES ERGÄNZUNGSHEFT.

MIT FÜNF TAFELN UND SIEBEN FIGUREN IM TEXT.

WIESBADEN.
C. W. KREIDEL'S VERLAG.
1894.




mq 538495